Die Fauna der unterirdischen Gewässer der Umgebung von Basel.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde der
hohen philosophischen Fakultät der
Universität Basel

vorgelegt von

Pierre A. Chappuis
aus Rivaz u. Puidoux (Kt. Waadt).

STUTTGART 1920
E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung
(Erwin Nägele.)

Die Fauna der unterirdischen Gewässer der Umgebung von Basel.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde der
hohen philosophischen Fakultät der
Universität Basel

vorgelegt von

Pierre A. Chappuis
aus Rivaz u. Puidoux (Kt. Waadt).

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

STUTTGART 1920
E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung
(Erwin Nägele.)

Genehmigt von der mathematisch-naturwissenschaftlichen Abteilung der philosophischen Fakultät auf Antrag der Herren Prof. Dr. Fr. Zschokke und Dr. N. Lebedinsky.

Basel, den 17. Februar 1919.

i. V. Prof. A. Bernoulli,
Dekan.

Sonderabdruck aus dem Archiv für Hydrobiologie Band XIV. Heft 1.

Die Fauna der unterirdischen Gewässer der Umgebung von Basel.

Von P. A. CHAPPUIS
aus Rivaz u. Puidoux (Kt. Waadt).

Einleitung.

Vorliegende Arbeit entstand in der Zool. Anstalt der Universität Basel während der Jahre 1913—1917 unter der Leitung des Herrn Prof. Dr. F. ZSCHOKKE.

Die erste Anregung dazu gab der Fund eines bis dahin unbekannten Copepoden, *Cyclops sensitivus*, in einem Sodbrunnen (vergl. S. 5) der Umgebung Basels, was die Vermutung nahe legte, daß das noch wenig erforschte Gebiet des Grundwassers einer systematischen Bearbeitung wohl wert wäre.

Nachdem ich sämtliche Sodbrunnen der Umgebung Basels durchsucht hatte, wurde meine Aufmerksamkeit durch Funde in solchen, die von Quellen durchflossen waren, auch auf die Spaltengewässer gelenkt.

Diese wurden bei ihrem Austritt aus der Erde, den Quellen, untersucht. Dabei beschränkte ich mich nur auf die Brunnstuben, da die Wahrscheinlichkeit, in anderen, nicht gefaßten Quellen für die subterrane Fauna typische Arten zu finden, gering war.

Die anfangs sich nur auf Crustaceen beschränkende Untersuchung wurde im Laufe der Zeit auf alle in unterirdischen Gewässern sich aufhaltenden Formen ausgedehnt. Bei der Bestimmung und der Bearbeitung der einzelnen Arten, sowie bei der Beschaffung der Literatur wurde ich in zuvorkommender Weise von zahlreichen Herren unterstützt, die viel zum Gelingen dieser Arbeit beitrugen.

In erster Linie sei es mir gestattet, meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. F. ZSCHOKKE den herzlichsten Dank auszusprechen. Stets hilfsbereit, hat er mir durch seine reiche Erfahrung und durch Beschaffung zahlreicher Literatur über manches Hindernis hinweggeholfen.

Dann seien genannt die Herren W. T. Calman, Direktor der Zool. Abt. des British Museum, Prof. E. G. Racovitza vom Inst. Arago, Prof. Viguier und Dr. M. Maupas † in Algier. Ferner die Herren Dr. C. Janicki, Dr. A. Graeter †, Dr. R. Menzel, Dr. C. Walter, Dr. Piguet und Dr. P. Haberbosch. Den Herren Dr. E. Graeter, Dr. Y. de Reynier und cand. phil. H. Schnitter, die mich auf meinen oft abenteuerreichen Exkursionen begleiteten, sei auch hier mein bester Dank ausgesprochen. Eine jede Fahrt, bezweckte sie auch nur die Untersuchung einiger Sodbrunnen und Brunnstuben oder führte sie uns in die dunkeln Tiefen des Erdinnern, hinterließ in der Erinnerung unauslöschliche Eindrücke.

Historisches.

Wenn auch das Studium der Fauna der unterirdischen Gewässer an sich als ein junger Zweig unserer Wissenschaft bezeichnet werden muß, so treffen wir dennoch schon früh Forscher, die sich mit der Fauna der Brunnengewässer beschäftigten. Als Hauptursache dieser Untersuchungen mag wohl der Umstand maßgebend gewesen sein, daß lange Zeit hindurch und bis in die neueste Zeit hinein das Grundwasser die hauptsächlichste Quelle der Wasserversorgung der Städte gewesen ist.

Die Erkenntnis, daß viele Krankheiten infolge Infektion des Organismus durch mit dem Trinkwasser eingenommene Lebewesen hervorgerufen werden, gab auch manchmal den Anstoß zur Untersuchung der Brunnengewässer der Städte.

Zum ersten Male wurde von Pratz (62) 1856 eine größere Anzahl Brunnen in München untersucht. In seiner Arbeit, die mir leider unzugänglich war, erwähnt er drei neue Cyclopidenarten, die Schmeil (67) teilweise mit schon bekannten Arten zu identifizieren sucht. Es sind dies *Cyclops coecus, C. serratus* und *C. subterraneus*.

Der nächste nach Pratz, der das Grundwasser, da wo es uns mittels Sodbrunnen zugänglich ist, erforschte, war Frey (32), der 1869 ebenfalls die Brunnen Münchens untersuchte. Er stellte unter anderem folgende uns bekannte Cyclopsarten fest: *C. fuscus, C. albidus* und *C. strenuus*, zu denen sich noch die zwei neuen Arten *C. setiger* und *C. puteanus* gesellen, die jedoch unbeschrieben geblieben sind und daher nicht identifiziert werden können.

Die erste große und eingehende Arbeit über Brunnengewässer,

die als hauptsächlichstes Werk über die Grundwasserfauna betrachtet werden muß, ist die 1882 erschienene Arbeit VEYDOVSKYS (78) „Tierische Organismen der Brunnenwässer von Prag".

Diese Arbeit wurde im Auftrag des Gesundheitsamtes der Stadt Prag ausgeführt, das in der Erkenntnis, daß die epidemischen Krankheiten wie z. B. Typhus von der mangelhaften Wasserversorgung herrühren könnten, die Brunnen chemisch, mikroskopisch und geologisch untersuchen ließ. Die interessanten hygienischen Beobachtungen kommen für uns hier weniger in Betracht als die zoologischen Resultate der langwierigen und beschwerlichen Untersuchung. VEYDOVSKY förderte im gesamten 104 Arten zutage, die sich folgendermaßen auf die verschiedenen Stämme verteilen: Protozoa 70, Vermes 24, Arthropoda 10. 1889 untersuchte MONIEZ (59) die unterirdischen Gewässer der Stadt Lille und Umgebung. Insgesamt fand dieser Autor 88 Arten, wovon 33 Protozoen, 1 Coelenteraten, 28 Würmer, 6 Mollusken und 20 Arthropoden.

Nach MONIEZ wandte sich JAVOROVSKY (44) dem Studium der Brunnengewässer zu. Er beschäftigte sich 1893 mit den Brunnen von Krakau und Lemberg. Von der polnisch geschriebenen Arbeit konnte ich nur die Faunenliste verstehen, so daß über die Beweggründe der Arbeit und die aus der Untersuchung geschlossenen Folgerungen nicht berichtet werden kann.

Unter 102 erwähnten Arten befanden sich 75 Protozoen, 18 Würmer und Arthropoden. Seither wurden wohl hin und wieder Brunnen untersucht [MIETHE (58), E. GRAETER (38)] doch, beschränkten sich diese Autoren, wie auch früher schon andere, [LEYDIG, SIEBOLD, ROUGEMONT (64), M. BRAUN], nur auf einzelne Fundorte und kommen daher für unsere Ausführungen weniger in Betracht.

Charakterisierung der Fundorte und der untersuchten Gewässer.

Methode.

Den unterirdischen Gewässern ist höchst schwer beizukommen. Wir müssen uns daher begnügen, ihre Fauna entweder dort zu untersuchen, wo diese Gewässer die feinen Spalten und Klüfte der Erde verlassen und ans Tageslicht treten, oder da, wo die Natur durch Höhlen, oder der Mensch mittelst Sodbrunnen uns einen kleinen Einblick in die unterirdische Lebensgemeinschaft erlaubt. Im folgenden sollen die verschiedenen Fundorte, die von mir

untersucht wurden (Sodbrunnen, Brunnstuben und Höhlen) beschrieben werden.

A. Sodbrunnen:

Die Sod- oder Pumpbrunnen sind im allgemeinen senkrechte Schächte von ungefähr 1—2 m Durchmesser, die so tief in die Erde gegraben werden, daß ihre Sohle in das Grundwasser hineintaucht. Der Wasserstand in einem solchen Brunnen kann sehr unterschiedlich sein, da er vom jeweiligen Stand des Grundwassers abhängig ist. In der Regel beträgt seine Höhe ca. 30—60 cm. Das Grundwasser ist das am Grunde von Geröllablagerungen über einer wasserundurchlässigen Schicht sich ansammelnde Wasser, das von den das Geröll durchdringenden Tagwassern, besonders von Regen, Schnee und Flußwasser gespeist wird. Namentlich ist es das Fluß- und Kanalwasser, das den größten Beitrag zur Speisung des Grundwassers liefert. Die Fluß- und Kanalbetten sind nichts weniger als überall wasserdicht. Ebenso empfängt das Grundwasser von zahlreichen verborgenen Quellen, die von benachbarten Höhenzügen unterhalb der Geröllschicht ausmünden, Zufluß. Aus diesen unterirdisch ausfließenden Quellen stammt auch die Fauna des Grundwassers. Diese Quellen sind, wie die meisten Spaltengewässer unserer Kalkgebirge, von einer individuenreichen Fauna bewohnt, die jede Möglichkeit, sich auszubreiten, ergreift. Um nun diese Fauna zu studieren, bietet der Sodbrunnen eine gute Gelegenheit. In den Brunnen, die in das Grundwasser hineintauchen, ist immer eine bestimmte Menge ruhenden Wassers vorhanden, und Tiere, die auf ihren Wanderungen in schmalen, im Laufe der Zeit ausgeschwemmten unterirdischen Kanälen in solch einen Brunnenschacht gelangen, finden in ihm für die Erhaltung der Art günstige Bedingungen. Aber nicht nur auf unterirdischem Wege, sondern auch von der Erdoberfläche her, gelangen Organismen und Detritus in die Brunnenschächte. Die Brunnen sind stets ausgemauert und mit einem Deckel versehen. Mit der Zeit lockert sich nun die Ausmauerung, Wurzelfasern wuchern in den Schacht hinein und der Regen schwemmt Erdreich in den Brunnen. Auch durch den Deckel, der selten gut schließt, werden von den Tagwassern organische Stoffe und Tiere in den Sod hinuntergespült. Bei älteren Brunnen besteht noch die Pumpeinrichtung, der Brunnenstock aus Holzröhren, und diese tragen, da sie nach und nach verfaulen, viel zur Verunreinigung der Brunnen bei.

Es ist selbstverständlich, daß nicht ein jeder Sodbrunnen echte Höhlentiere beherbergen kann, da es rein vom Zufall abhängt, ob ein Brunnenschacht auf eine größere Wasserader stößt oder nicht. Im letzteren Falle ist im Brunnenschacht ebenfalls Wasser vorhanden, da die ganze Geröllschicht von Wasser durchtränkt ist. Es können aber wegen des großen Filtrationsvermögens dieser Schichten keine Organismen auf unterirdischem Wege in den Schacht gelangen. Die Tatsache, daß nur in solchen Brunnen, die mit einer größeren unterirdischen Wasserader in Verbindung stehen, subterrane Lebewesen vorkommen, bewog mich, das Grundwasser dort zu untersuchen, wo es in Form von Quellen zutage tritt. Eine solche Untersuchung der Quellen wurde schon von Bornhauser (2) gemacht, der aber nur solche Quellen berücksichtigte, die mit der Oberwelt direkt in Verbindung standen. Die dabei erbeuteten subterranen Formen beschränkten sich daher auf die wenigen Gattungen: *Niphargus, Asellus, Lartetia* und einige *Planarien*. Es mußten also Quellen gesucht werden, die von oberirdischen Gewässern vollständig abgeschlossen sind.

Solche Quellen sind die gefaßten Quellen, deren Wasser in Reservoirs gesammelt oder direkt durch Wasserleitungen in die Häuser geführt wird. Der Ort, wo eine Quelle gefaßt und in eine Wasserleitung übergeführt wird, heißt gewöhnlich Brunnstube.

B. Brunnstuben:

Das Wasserwerk der Stadt Basel hatte die Freundlichkeit, mir in zuvorkommender Weise die Untersuchung der Brunnstuben, von denen es das Wasser für die Versorgung der Stadt und der öffentlichen Brunnen erhält, zu gestatten, wofür ich Herrn Dir. Dr. Miescher auch hier meinen aufrichtigen Dank aussprechen möchte.

Die untersuchten Brunnstuben sind alle nach dem gleichen Prinzip gebaut. In einem kleinen kammerartigen Raume, der sich stets 1—3 m unter der Erdoberfläche befindet, fließt die Quelle aus einer in die Erde eingelassenen Röhre in einen kleinen, ca. 20 cm tiefen, 50 cm langen und 30 cm breiten Sammler, von welchem aus das Wasser in einer Röhrenleitung weitergeführt wird.

Da es sich meistens um kleinere Quellen mit einem Erguß von 0,5—1 Sekundenliter handelt, häuft sich nach und nach in diesem Sammler aller Sand und Detritus, der von der Quelle ausge-

schwemmt wird, an. Dadurch wird den Organismen, die durch Zufall mit dem Quellwasser in diesen Behälter gelangen, die Möglichkeit geboten, sich in ruhigem Wasser, das jedoch stets erneuert wird, aufzuhalten und sich in dem angeschwemmten, nahrungsreichen Detritus fortzupflanzen. Die Menge Detritus, die während eines Jahres in einem solchen Sammler sich anhäuft, ist oft beträchtlich. Sie beträgt in einer aus dem Löß kommenden Quelle meines Untersuchungsgebietes innerhalb eines Jahres ca. 1 dm^3. Der in Lößquellen angesammelte Detritus besteht meistens aus Pflanzenwurzelpartikelchen, währenddem die Quellen der Kalksteinschichten viel feinen Schlamm ausschwemmen. Der Abschluß der Brunnstuben gegen die Oberwelt besteht in der Regel in einem gußeisernen Deckel, der mit einer Vorrichtung versehen ist, die jedes Eindringen von Lebewesen oder auch nur von Regenwasser von außen her verunmöglicht. Die ganze Brunnstube ist ausgemauert, und der Boden, wenn nicht betoniert, so doch mit Backsteinen ausgelegt. Jedes Jahr findet in den der städtischen Wasserversorgung Basels angehörenden Brunnstuben eine gründliche Reinigung statt.

Zur Vervollständigung meiner Untersuchungen der subterranen Gewässer begab ich mich auch in Höhlen, die teils schon von E. Graeter (38) nach Lebewesen durchforscht, teils aber noch nicht untersucht worden waren.

Diese Höhlen müssen in zwei getrennten Gruppen betrachtet werden: die eigentlichen Höhlen, die in der Hauptsache sich horizontal in den Berg hineinziehen, und die sogenannten „Baumes", die senkrechte Aushöhlungen der an Verkarstungserscheinungen reichen Jurahöhen sind. Die Höhlen selbst können als eine große Brunnstube betrachtet werden. Es sind Orte, an denen eine oder mehrere Quellen, bei größtmöglicher Absperrung von der Oberwelt, direkt aus dem Felsen fließen und in Becken gesammelt werden.

Die Baumes, die bei uns eine Tiefe von 15—60 m und mehr erreichen, sind Karstbildungen, die ein hohes Alter besitzen. Die Gewohnheit der umliegenden Bewohner, alles verdorbene Fleisch und Tierleichen in diese Schlünde hinunter zu werfen, erschweren deren Erforschung. Auch bilden die nach und nach hinuntergestürzten Gesteinsmassen auf dem Grunde der Baumes hohe Schuttkegel, so daß eine Untersuchung der möglicherweise vorhan-

denen Wasserlachen verunmöglicht wird. In Tiefen von 40—50 m herrscht schon fast völlige Dunkelheit, so daß die Baumes in dieser Hinsicht den Höhlen gleichzusetzen sind. In Regenperioden pflegt eine große Wassermenge durch verschiedene Spalten von der Erdoberfläche her in die Tiefe der Baumes zu stürzen, versiegt aber bei Eintritt trockener Witterung, ohne eine sichtbare Wasseransammlung zu hinterlassen.

Methode:

Zur Untersuchung der Brunnen wurden verschiedene Methoden angewendet. Veydovsky (78), der sich nicht nur für die tierischen Organismen interessierte, sondern auch pflanzliche Keime berücksichtigte, verschaffte sich sein Material auf folgende Art und Weise: Mittelst einer Dredge wird der Schlamm, der sich am Boden der Brunnen befindet, ans Tageslicht gehoben, und dort in bereitstehende 2—3literige Gläser gebracht, die mit reinem Wasser gefüllt sind und gut verschlossen werden. Nachdem sie etwa einen Tag lang ruhig stehen geblieben sind, beginnt die Untersuchung. Die größeren Organismen schwimmen dann im Wasser herum und werden mit einer Pipette herausgesaugt. Die Gläser werden nachher noch einige Zeit stehen gelassen, um die sich nach und nach an den Wänden bildenden Algenansätze untersuchen zu können. Der auf dem Boden des Gefäßes ruhende Schlamm wird vermittelst Stichproben auf Lebewesen durchforscht.

Bei dieser Untersuchungsmethode Veydovskys scheint mir das Verhältnis zwischen dem heraufgeschöpften Schlamm und dem vom Netze durchsiebten Wasser zu ungleich zu sein. Aus diesem Grunde fand auch Veydovsky meistens Protozoen, die für die Kenntnis der echten Grundwasserfauna wenig Wert haben, da sie meistens als Keime von außen her in den Brunnenschacht gelangen. Veydovsky konnte aber aus dem Vorhandensein dieser Tiere auf die Güte des Wassers schließen, worauf es bei seinen Untersuchungen ja hauptsächlich ankam.

Die von mir angewandte Methode, die sich im Laufe der Untersuchungen als einfach und praktisch erwies, besteht darin, daß ein feines Planktonnetz von ca. 20 cm Durchmesser mit flachem Boden, mit einem Steinchen belastet, in den Brunnen hinuntergelassen wird. Das Steinchen dient dazu, durch Hinunterziehen des Netzbodens eine Luftansammlung in demselben zu verhüten. Der

eiserne Rahmen des Netzes zieht dasselbe auf den Grund des Brunnens hinunter. Durch mehrmaliges rasches Hinaufziehen des Netzes wird der am Boden des Schachtes liegende Schlamm aufgewirbelt und die sich darin befindlichen Organismen erbeutet. Im Laboratorium wurde dann das noch lebende Material sofort unter dem Binocular gesichtet und sortiert.

Veydovsky beging bei seinen Untersuchungen den Fehler, daß er den aus dem Brunnen erbeuteten Schlamm nicht sofort und auch nicht jeden cm^3 davon sorgfältigst unter der Lupe durchsuchte. Aus diesem Grunde entging ihm mancher wertvolle Fund. Harpacticiden und *Bathynella* z. B. sind klein und durchsichtig, so daß nur ein geübtes Auge ohne Lupe diese Tiere zu erblicken vermag. Auch sind viele Höhlentiere gegen Temperaturschwankungen sehr empfindlich. In Höhlen und Brunnstuben wurde das gleiche Netz, wie in Sodbrunnen gebraucht. Es wurden meistens nur die kleinen Wasseransammlungen und diejenigen Stellen der größeren, mehr wie 1 m^3 Wasser enthaltenden Becken untersucht, an denen sich infolge von Wirbelströmungen Sand und Detritus angesammelt hatte. Um so wenig Sand wie möglich und umso mehr Detritus zu erhalten, wurde das Netz wenige Zentimeter über dem Grunde der Becken und Tümpel gezogen. Die leichteren Bestandteile, wie Detritus und die Lebewesen, die sich in dem auf diese Weise aufgewirbelten Sande befanden, blieben länger im Wasser schweben, als die Sandpartikelchen und wurden durch mehrfache Züge mit dem Planktonnetze erbeutet. So fing ich auch sehr flinke Tiere, wie z. B. *Niphargus*, oder solche, wie *Lartetia*, die, durch ihre Schale beschwert, sehr schnell wieder auf den Grund sinken.

Die Lebensbedingungen in unterirdischen Gewässern.

1. Nahrungsverhältnisse.

Die erste Bedingung für die Bewohnbarkeit eines Raumes ist ohne Zweifel die, daß außer Sauerstoff genügend Nahrungsmengen für dessen Bewohner vorhanden sind.

Die drei von mir untersuchten Aufenthaltsorte der Dunkelfauna, Sodbrunnen, Brunnstuben und Höhlen bieten in dieser Hinsicht verschiedene Bedingungen, die unter sich jedoch eine gewisse Ähnlichkeit aufweisen. Alle drei Orte sind nicht der ursprüngliche Aufenthaltsort der sich dort befindlichen Arten, sondern diese sind

aus den Spalten und Ritzen der äußersten Erdrinde in die Quellen und Höhlen eingewandert oder geschwemmt worden.

1. Sodbrunnen.

In Sodbrunnen sind zwei verschiedene Nahrungsquellen zu unterscheiden: erstens die unterirdische und zweitens die oberirdische. Befassen wir uns mit der ersteren, so müssen wir feststellen, daß, entgegen den Behauptungen vieler Forscher, die diluvialen Ablagerungen, in welche die Sodbrunnen von Basel und Umgebung gebohrt sind, nicht vollständig filtrierend wirken. Diesbezügliche einwandfreie Beobachtungen liegen nicht vor, doch steht fest, daß sich innerhalb der Schottermassen größere Wasseradern gebildet haben, in denen Dunkeltiere zirkulieren können. Wenn diese Wasserläufe so groß sind, daß Cyclopiden, *Asellus* und *Niphargus* hindurch kommen, so ist es höchst wahrscheinlich, daß auch Detritus und Wurzelfasern mitgeschwemmt werden können und auf diese Art in Brunnen gelangen, wenn diese gerade auf eine solche Ader stoßen. Diese Nahrungsquelle, die die natürliche der Grundwasserbewohner ist, kommt für Bewohner der Sodbrunnen fast gar nicht in Betracht, da sie von der zweiten, der oberirdischen, völlig in Schatten gestellt wird. Einen völlig hermetischen Abschluß gegen die Oberwelt besitzt ein Sodbrunnen selten, und daher ist die Menge an faulenden Stoffen, die sich auf dem Grunde dieser Brunnen ansammelt, oft beträchtlich. In einigen Brunnen, die noch im Betrieb waren und nach Aussagen der Besitzer gutes Wasser abgaben, konnte eine Schicht von bis 10 cm Detritus festgestellt werden, die meistens aus faulenden Holzteilchen bestand, welche von der Verschlußeinrichtung der betreffenden Brunnen herrührten. Zieht man außerdem in Betracht, daß die älteren Pumpeinrichtungen noch sämtlich Holzröhren besitzen, und daß entgegen jeder Hygiene die meisten Brunnen nur schlecht verschlossen sind, so daß vom Regenwasser Abfälle jeder Art eingeschwemmt werden können, so darf man mit Recht behaupten, daß die in Sodbrunnen vorkommenden Formen im Nahrungsüberfluß leben.

2. Brunnstuben.

Die Brunnstuben, die zu untersuchen ich Gelegenheit hatte, waren meistens sehr sorgfältig angelegt und unterhalten. Es er-

folgt jährlich eine gründliche Reinigung. Das Wasser, das sie abgeben, fließt direkt in die städtische Wasserleitung, ohne vorher filtriert zu werden. Im kleinen Sammler, direkt unter dem Quelleinfluß, fand sich stets bei meinen Besuchen, die 6—10 Monate nach der letzten Reinigung stattfanden, eine gewisse Menge Detritus, aus der Quelle selbst herstammend. Er bestand aus Wurzelfasern, die vom Wasser mitgerissen im ruhigen Becken des Sammlers sich angehäuft hatten. Sämtliche Quellen, die untersucht wurden, flossen aus Löß oder Kalksteinschichten, und die Anwesenheit der vielen Pflanzenwurzeln ist leicht begreiflich, wenn bedacht wird, daß der Löß sehr weich und der Kalkstein sehr zerklüftet ist. Von einer Nahrungsarmut kann also auch in den Brunnstuben nicht die Rede sein.

3. Höhlen.

Die Höhlen können als große Brunnstuben angesehen werden. Sie sind ein Sammelbecken für eine mehr oder weniger große Anzahl von Quellen. Die Becken und Tümpel, die in einer solchen Höhle anzutreffen sind, spielen dann die Rolle des Sammlers der Brunnstuben. Die Untersuchung der Höhlengewässer und besonders die Beantwortung der Frage nach den Nahrungsverhältnissen in denselben bietet größere Schwierigkeiten als diejenige der Brunnstuben. Als Hauptgrund ist die herrschende Dunkelheit und die größere Wassermenge anzuführen, die durchsucht werden muß. Zudem muß zwischen Quellwasser und Sickerwasser unterschieden werden. Währenddem das Quellwasser, vermöge seiner größeren Eigengeschwindigkeit, Wurzelfasern und andere zur tierischen Nahrung dienende Stoffe in die Höhle schwemmen kann, ist dies bei Sickerwasser, das sich nur sehr langsam bewegt, kaum der Fall. Darum treffen wir in Höhlen, wo eine kräftige Quelle in ein größeres Becken sich ergießt, stets auch viel mehr organische Abfälle als in Tropfsteinhöhlen.

Die Nahrung der Höhlentiere kann aber nicht nur durch die Quellen eingeschwemmt worden sein, sondern auch von andern Tieren, besonders Warmblütern herstammen, die in der betreffenden Höhle Schutz suchen. Hier kommen in erster Linie die Fledermäuse in Betracht, die zu Tausenden in einigen Höhlen zu treffen sind und an manchen Orten förmliche Guanolager angehäuft haben. Der Fledermauskot ist für die Höhlenbewohner eine wahre Fund-

grube von Nahrungsstoffen und reges Tierleben entwickelt sich in den Wasserbecken, in welche er hineingeschwemmt wird. Auch auf dem Kote selbst können gewisse Arten leben, wie z. B. *Moraria (Canthocamptus) subterranea* Carl. Nicht zu vergessen ist auch der Mensch, der bei jedem Besuche einer Höhle Erde und organische Stoffe an seinen Schuhsohlen herbeischleppt. Öfters werden auch Holzstücke zum Feuern, oder auch Bretter in die Höhle geschafft, die dort allmählich verfaulen und der Höhlenfauna eine willkommene Nahrungsquelle sind.

Weder Sodbrunnen noch Brunnstuben und Höhlen geben aber ein richtiges Bild der Nahrungsverhältnisse an den von den subterranen Lebewesen ursprünglich bewohnten Orten, da alle diese drei Örtlichkeiten nur von verirrten oder neue Besiedelungsgebiete aufsuchenden Tierarten bewohnt sind. Wie aber die Nahrungsverhältnisse in den feinen Spalten und Ritzen unserer Gebirge liegen, kann nur vermutungsweise angeführt werden.

In den Spalten und Ritzen der Gesteine muß nach den Funden in Brunnstuben und Höhlen eine artenreiche Fauna vorhanden sein. Ihre Nahrung muß aus Pflanzenwurzeln und organischen Abfällen bestehen, die durch den Regen in diese Spalten hinuntergeschwemmt werden. Bedenkt man, daß in erster Linie gerade diejenigen Gesteinsschichten, die unmittelbar unter der Humusschicht liegen, die meisten Klüfte aufweisen, und daß die Bäume ihre feinsten Wurzeln bis in die kleinsten Spalten hinuntersenden, so ist kaum zu bezweifeln, daß Tiere, die diese Orte bewohnen, keinen Hunger leiden müssen. Zudem zeigen die Mengen Detritus, die in Höhlen und Brunnstuben aus Quellen eingeschwemmt werden, daß auch für die Bewohner der Spaltengewässer reichliche Nahrung vorhanden sein muß.

Im Hölloch z. B. fand ich 1500—2000 m vom Eingang entfernt, und mehrere hundert Meter unter der Erdoberfläche, eine große Anzahl Regenwürmer, die in einer mehr wie 5 cm dicken Humusschicht lebten (vergl. E. Graeter (38)).

2. Licht-, Temperatur- und Wasserverhältnisse.

Was die Lichtverhältnisse anbetrifft, so kann man im allgemeinen sagen, daß in unterirdischen Gewässern völlige Dunkelheit herrscht, auch da, wo eine Verbindung mit der Oberwelt besteht, wie in Sodbrunnen, Brunnstuben und Höhlen. In

Höhlen ist der Eingang tagsüber stets schwach beleuchtet, doch schon 5—10 m von diesem entfernt, ist der biologische Einfluß des Lichtes praktisch nicht mehr von Wichtigkeit. In Sodbrunnen und Brunnstuben kann wohl durch mangelhafte Verschlußeinrichtung schwaches Tageslicht eindringen, doch auch dieses kann keinen Einfluß auf an diesen Orten lebende Tiere haben.

Als für die unterirdische Lebewelt wichtiger Faktor ist die konstant niedere Temperatur zu betrachten. Die mittlere Temperatur der Brunnstuben, die ich untersuchte, betrug 9,5° C., währenddem die der Sodbrunnen von 7° im Winter bis zu 12° im Sommer variieren kann.*) In Höhlengewässern beträgt nach den Messungen von E. Graeter (38) die Temperatur 8—10° C. Schwankungen können vorkommen, doch umfassen diese nur wenige Grad und sind, verglichen mit denen oberirdischer Gewässer, ganz unbedeutend. Ein zweiter, sehr wichtiger Faktor ist die Feuchtigkeit, die in unterirdischen Räumen herrscht. Diese ermöglicht manchen aquatilen Tieren auch außerhalb des Wassers zu leben, und einen ihnen nicht mehr zusagenden Wohnort zu verlassen, um einen anderen aufzusuchen. So fand Carl (13) seine *Moraria subterranea* auf Fledermauskot, und E. Graeter (38) die zwei Harpacticiden *Canthocamptus zschokkei* und *pygmaeus* auf nassem Reisig. Auch berichtet Racovitza (63) von einem *Niphargus*, den er in der Höhle von „l'Oueil de Neez" vollständig gesund, weit entfernt von jeder Wasseransammlung gefunden hatte.

Die in Sodbrunnen und Brunnstuben gefundenen Arten.

I. Protozoa.

A. Rhizopoda:

Amoeba proteus Rösel.

„ *limax* Duj.

„ *granulosa* Gruber.

Difflugia pyriformis var. *lacustris* Pen. sehr häufig.

Actinosphaerium eichhorni Ehrbg.

B. Infusoria:

1. Suctoria

*) K. Bornhauser, die Tierwelt der Umgebung Basels, Müller A. Über das Grundwasser der Stadt Basel. Handschriftliche Aufzeichnungen des Basler Wasserwerkes und eigene Beobachtungen.

Acineta mystacina Ehrbg. } als Schmarotzer an
Tokophrya cyclopum (Cl. u. L.) } Copepoden

2. Flagellata
Euglena viridis Ehrbg.

3. Ciliata
Paramaecium aurelia O. F. Müll.
Stentor coeruleus Ehrbg.

II. Vermes.

A. Annelides:

Aeolosoma hemprichi Ehrbg.
„ *tenebrarum* Veyd.
Nais communis Piguet.
Tubifex (tubifex) tubifex Müll.
„ *(Pelocolex) velutinus* Grube.
Trichodrilus pragensis Veyd.
Eiseniella tetraedra Sav.
Rhynchelmis limosella Hoffmstr.
Enchytraeus spec.
Fredricana spec.

B. Nematodes:

Monohystera similis Bütschli.
„ *simplex* de Man.
Dorylaimus obtusicaudatus Bast.
„ *macrolaimus* de Man.
„ *carteri* Bast.
„ *spec.*
Plectus cirratus Bast.
Mononchus macrostoma Bast.
„ *papillatus* Bast.
Trilobus gracilis Bast.
Diplogaster striatus Bütschli.
Tylenchus spec.
Tripyla filicaudata de Man.
„ *intermedia* Bütschli.
Rhabditis spec.
Hoplolaimus aquaticus (Micoletzki).

Hoplolaimus heideri (Stefanski).
Cyatholaimus terricola de Man.

C. Rotatoria:

Rotifer macrurus Ehrbg.
Philodina megalotrocha Ehrbg.
Cactonotus maximus Ehrbg.

D. Turbellaria:

1. Rhabdocoelida.

Stenostomum unicolor O. Schm.
„ *spec.*
Prorhynchus fontinalis Veyd.
Mesostoma lingua.
Botrioplana spec.

2. Tricladida.

Planaria vitta Duges.
Dendrocoelum infernale Steinm.

III. Hydrozoa.

Hydra viridissima Pall. einmal ein blaßgefärbtes Individuum in Brunnstube gefunden.

IV. Arthropoda.

A. Crustacea:

1. Copepoda:

Cyclops vernalis Fischer.
„ *bisetosus* Rehberg.
„ *sensitivus* A. Graeter et Chap.
„ *viridis* Jurine.
„ *bicuspidatus* Claus.
„ *crinitus* E. Graeter.
„ *nanus* Sars.
„ *macrurus* Sars.
„ *serrulatus* Fischer.
„ *prasinus* Fischer.
„ *fimbriatus* Fischer.
„ „ var. *poppei* Rehbg.

Cyclops unisetiger E. Graeter.
Canthocamptus schmeilii Mrz. var. *hamata* Schm.
„ *minutus* Claus.
„ *thyphlops* Mrazek.
„ *zschokkei* Schmeil.
„ *pygmaeus* O. Sars.
„ *crassus* Sars.
„ *echinatus* Mrazek.
Maraenobiotus spec.
Moraria schmeili Douve.
„ *varica* E. Graeter.
Epactophanes muscicola Richters.
Parastenocaris fontinalis Schnitter et Chap.
Viguierella coeca Maupas.

2. Ostracoda:

Candona eremita Veyd.
„ *parallela* G. W. Müll.
„ spec.
Candonopsis kingsleyi Brady et Rob.
Cypridopsis spec.

3. Phyllopoda:

Alona rectangula G. O. Sars.
Leydigia leydigii Schödler.

4. Syncarida:

Bathynella natans Veyd.

5. Amphipoda:

Niphargus puteanus Koch.
Gammarus pulex L.

6. Isopoda:

Asellus cavaticus Schiödte.

B. Arachnoidea:

1. Halacaridae:

Soldanellonyx chappuisi Walter.

C. Insecta:

Dipterenlarven.

V. Mollusca.

A. Gasteropoda.

Lartetia spec.

B. Bivalvae:

Pisidium spec.

Verzeichnis der untersuchten Höhlen und der darin gefundenen Arten.

I. Jura.

1. St. Croix (Kt. Waadt) Grotte de Covatannaz. 19. VIII. 15. (E. Graeter, pag. 20.)

Etwa 100 m weit vorgedrungen. In kleinen Lachen und in dem den Abschluß bildenden See fing ich *Niphargus puteanus* Koch, *Cyclops macrurus* Sars., var. *subterranea* E. Graeter, *Cyclops nanus* Sars, und *Potamocypris fulva* Brady.

2. Grotte vers chez le Brandt.

Bei Les Verrières, Kt. Neuenburg. 1200 m ü. M. (E. Graeter, pag. 20.) 2. IX. 15 bis zum Ende vorgedrungen. Im Bächlein, das die ganze Höhle durchrieselt, werden folgende Arten gefunden: *Niphargus spec., Cyclops fimbriatus* Fischer, *Cyclops nanus* Sars, *Canthoc. echinatus* Mrz. 1 Weibchen mit einer 7gl. I. Antenne und leere Ostracodenschalen sowie juv. Tiere.

3. und 4. Baume des Cabris und Baume Barée bei Les Verrières. Kt. Neuenburg.

Naturschächte von 45 und 53 m Tiefe. Am Grunde derselben herrscht fast völlige Dunkelheit. Der Boden ist mit Gesteinstrümmern und Tierleichen angefüllt. Letztere wurden, in Säcke gehüllt, von den in der Umgebung wohnenden Bauern hinuntergeworfen. Auf den faulenden Sackumhüllungen wurden gefunden: *Moraria varica* E. Graeter, stark mit *Tokophrya cyclopum* (Ch. und L.) als Parasit besetzt, 2 *Enchytraeus spec.*, 2 *Fredericana spec.*, *Eiseniella tetraedra* f. *typica.*

5. Grotte du Four. (E. Graeter, pag. 18.)

In der Areuseschlucht Kt. Neuenburg.

In den kleinen Sinterbecken im Hintergrund der Höhle wurde bei den zwei Besuchen am 21. VII. 16 und 20. IV. 17 nur

C.nanus Sars erbeutet, der schon von E. Graeter dort signalisiert worden war.

6. Grotte de Vert. (E. Graeter pg. 18.)

Etwa 50 m horizontal entfernt und 30 m höher gelegen als die vorige. Ist wahrscheinlich durch Einsturz entstanden und mit großen Gesteinblöcken übersät. In den Sinterbecken, die sich mit der Zeit gebildet haben, fand E. Graeter am 27. I. 08 *Cyclops unisetiger* E. Graeter, *Moraria varica* E. Graeter, *Canthoc. typhlops* Mrz. Von mir wurde diese Höhle dreimal besucht am 14. VI. 16, 21. VII. 16 und 20. IV. 17. Es wurden dabei folgende Arten festgestellt:

14. VI. 16.

Bathynella natans Vejd., 2 Männchen.
Cyclops nanus Sars, blinde Weibchen und Männchen.
„ *unisetiger* E. Graeter.
„ *fimbriatus* Fischer, form. *typ.*, blind.
„ „ „ var. *poppei* Rehbg., mit Augen.
Moraria varica E. Graeter.
Candona parallela G. W. Müller.
Enchytraeus-Arten.
Nematoden.
Cathypna luna O. F. Müller.

21. VII. 16.

Bathynella natans Veyd., 1 Männchen.
Cyclops unisetiger E. Graeter.
„ *fimbriatus* Fischer, blind.
Moraria varica E. Graeter.
Canthoc. echinatus Mrz.
Oligochaeten, Nematoden, Rotator } unbestimmt geblieben, da sie auf dem Transport zu Grunde gingen.

20. IV. 17.

Bathynella natans Veyd., 1 Weibchen mit Eiern.
Cyclops unisetiger E. Graeter.
„ *nanus* Sars., mit Aug.
„ *diaphanus* Fischer.
Moraria varica E. Graeter.
Canth. pygmaeus Sars., 1 Männchen mit Auge.

Epactophanes muscicola Richters, 2 Weibchen.
1 *Enchytraeus spec.*

7. Grotte du Chemin de Fer. (E. Graeter, pag. 19.)

80 m höher und 200 m weiter talaufwärts gelegen, wie die zwei vorigen. Die Höhle wurde beim Bau der Eisenbahnlinie Neuchâtel—Pontarlier erschlossen. Sie ist ungefähr 100 m weit zugänglich. Dann wird der Gang immer enger, so daß ein Durchkommen unmöglich wird. Ein Pfad ist in die Sinterterrasse gehauen, die den Hintergrund der Höhle bildet und mit ca. 25—30° Neigung ansteigt. E. Graeter fand am 27. I. 08 nur *Niphargus.* Wie die vorige wurde auch diese Höhle dreimal von mir besucht. Es wurden dabei gefunden:

Am 14. VI. 16.

Niphargus puteanus Koch, wenige Exemplare.
Cyclops unisetiger E. Graeter.
Moraria varica E. Graeter.
Maraenobiotus spec.
Candona parallela G. W. Müller, sehr häufig.
Planaria vitta Dugés, 3 Exemplare, unreif.
Mesostoma spec.
Enchytraeus spec.
Nematoden.

21. VII. 16.

Cyclops unisetiger E. Graeter.
Moraria varica E. Graeter.
Candona parallela G. W. Müller, häufig.
Soldanellonyx chappuisi Walter, 5 Exemplare.
Mesostoma spec.
Oligochaeten.
Nematoden.

20. IV. 17.

Niphargus puteanus Koch, in großer Menge.
Cyclops unisetiger E. Graeter.
„ *nanus* Sars.
Moraria varica E. Graeter.
Candona paralella L. W. Müller.
Soldanellonyx chappuisi Walter, 2 Exemplare.
Enchytraeus spec.

Aeolosoma hemprichi Ehrbg.
Planaria vitta Duges, 2 junge Exemplare.
Nematoden.

Das Bächlein, das die Höhle durchfließt, war mit Fledermausguano stark verunreinigt.

8. Höhle im Grenchen-Münster-Tunnel.

Etwa 20 m hoch mit einem kleinen Tümpel, der 5 m im Durchmesser und eine große Tiefe besitzt. Beim Bau des Tunnels wurde diese Höhle, die mit Wasser aufgefüllt war, angebohrt. Der Tunnel geht mitten hindurch und teilt sie in zwei Teile, 2400 m vom südlichen Eingang.

24. VIII. 16. Es wurde nur *C. fimbriatus* Fischer in einigen blinden Exemplaren erbeutet.

II. Voralpen.

9. Höll-Loch bei Muottatal. (Egli pag. 29).

Es ist dies die größte bekannte Höhle der Schweiz. Ihr Hauptgang mißt $3^1/_2$ km und ist noch nicht ganz erforscht. Bei 1,600 km bricht eine starke Quelle aus dem Felsen hervor. In den unterhalb dieser Quelle liegenden Erosionstöpfen fand E. Graeter 1906—07 bei 5 oft mehrtägigen Besuchen:
Asellus cavaticus Schiödte.
Niphargus puteanus Koch.
Planaria infernalis Steinmann.
Potamocypris zschokkei Kaufm.
Cyclops viridis Jurine.
„ *fimbriatus* Fischer.
„ *teras* E. Graeter.
„ *crinitus* E. Graeter.
Canthoc. crassus Sars.

Ich fand am 26. IX. 16 folgende Arten:
Niphargus puteanus Koch, mehrere Exemplare von mehr als 3 cm Größe.
Cyclops teras E. Graeter, Weibchen mit Eiballen.
„ *crinitus* E. Graeter.
„ *fimbriatus* Fischer.
Canthoc. crassus Sars.
„ *schmeili* Mrz.
„ *echinatus* Mrz.

Cypridopsis spec.
Aeolosoma niveum Leydig.
Callidina longirostris Jans.
Tripyla affinis.
Difflugia pyriformis PG.

10. und 11. Adlerhöhle und Bärenhöhle bei Baar. (E. Graeter, pag. 14.)

Wurde schon von E. Graeter und im Juli 1913 auch von mir erfolglos besucht. In einer Quelle in der Nähe der Höhle fand sich eine große, weiße und blinde Planarie, die auf dem Transport zugrunde ging.

Die Häufigkeit im Auftreten.

Versuchen wir uns ein Bild zu machen von der Häufigkeit des Auftretens der einzelnen, in den beiden vorausgegangenen Abschnitten aufgezählten Tierarten. Dabei lassen wir die Gruppen der Protozoen, Würmer und Ostracoden außer Acht, da ihr Auftreten zu sehr an die eingangs erwähnten technischen Mängel der Fundorte geknüpft ist.

	Fundorte:			
	Sodbrunnen	Brunnstuben	Höhlen	Total
Gefundene Arten:	79	41	11	131
A. Subterrane Arten:				
Niphargus puteanus Koch	18	17	4	39
Lartetia spec.	8	18	—	26
Asellus cavaticus Schiödte	13	4	1	18
Cyclops crinitus E. Graeter	9	—	1	10
„ *sensitivus* A. Graeter u. Chap.	4	1	—	5
„ *unisetiger* E. Graeter	1	1	2	4
Viguierella coeca Maupas	4	—	—	4
Soldanellonyx chappuisi Walter	—	3	1	4
Bathynella natans Veyd.	1	1	1	3
Parastenocaris fontinalis Schnitter u. Chap.	1	1	—	2
Cyclops macr. var. subt. E. Graeter	—	—	1	1
„ *teras* E. Graeter	—	—	1	1
B. Supraterrane Arten:				
Cyclops nanus Sars.	32	6	5	43

	Fundorte:			
	Sod-brunnen	Brunn-stuben	Höhlen	Total
Cyclops fimbriatus Fischer	21	13	4	38
Canthoc. echinatus Mrz.	1	10	3	14
Cyclops bisetosus Rehbg.	9	—	—	9
Moraria varica E. Graeter	3	1	4	8
Cyclops viridis Jurine	3	2	1	6
„ *serrulatus* Fischer	4	1	—	5
Canthoc. pygmaeus Sars	4	—	1	5
Cyclops prasinus Fischer	4	—	—	4
Canthoc. crassus Sars	2	1	1	4
„ *schmeili* Mrz.	1	1	1	3
Epactophanes muscicola Richters	—	2	1	3
Alona rectangula Sars	2	1	—	3
Gammarus pulex L.	—	3	—	3
Cyclops fimbriatus var. poppei	—	1	1	2
Canthocamptus minutus Claus	2	—	—	2
„ *zschokkei* Schmeil	2	—	—	2
Maraenobiotus spec.	—	1	1	2
Cyclops biscuspidatus Claus	2	—	—	2
„ *diaphanus* Fischer	—	—	1	1
„ *macrurus* Sars	1	—	—	1
Canthoc. typhlops Mrz.	—	1	—	1
Moraria schmeili Douve	1	—	—	1

Systematik und Verbreitung.

Von allen gefundenen Arten erwiesen sich einzig die Arthropoden als für die Kenntnis des Lebens in subterranen Gewässern von Wichtigkeit. Die subterran vorkommenden Protozoen und Würmer sind in der Mehrzahl zugleich Oberflächenbewohner. Es ist dies der Grund, warum in dieser Arbeit speziell den Crustaceen das Hauptinteresse entgegengebracht wurde.

Auf eine Scheidung in Troglobien, Troglophilen und Troglo-xenen wollen wir verzichten, da, wie Racovitza (63), der diese Kategorien aufstellte, selbst sagt: . . . „Ces caractères distinctifs son vagues, il ne peut en être autrement. Il existe de nombreuses

formes de passage qu'il est impossible de placer dans un groupe plutôt que dans l'autre. Tout critérium simple et absolu de classification manque, et très souvent seule l'histoire complète d'un Cavernicole permet son classement dans l'une de ces catégories, à moins que cette histoire ne démontre qu'il ne peut se ranger dans aucune."

Von den in der Faunenliste erwähnten Würmern verdienen *Aeolosoma tenebrarum* Veyd. und *Trichodrilus pragensis* Veyd. eingehender erwähnt zu werden. Währenddem die anderen Arten alle der supraterranen Fauna angehören, sind diese zwei Formen bis jetzt nur durch die Brunnenuntersuchungen Veydovskys bekannt geworden. Er nimmt an, es seien Vertreter der oberirdischen Fauna, die in Brunnen gerieten und erst dort, infolge der veränderten Lebensbedingungen und Isolation sich zu neuen Arten umbildeten. Vertreter anderer Wurmgruppen, die ich in unterirdischen Gewässern angetroffen habe, sind folgende:

Prorhynchus fontinalis Veyd. wurde nur einmal mit *Difflugia pyrif.* var. *lacustris* Pen. zusammen gefunden und zwar in einer Brunnstube.

Bothrioplana semperi M. Braun in einem Sodbrunnen. Entdeckt wurde die Art von M. Braun in einem 16 m tiefen Brunnen bei Dorpat in Böhmen.

Planaria vitta Duges tritt ziemlich häufig in Brunnen auf und ist leicht an der Form des Kopfes und der Lage der Augen erkenntlich.

Gewöhnlich sind die Tiere nicht geschlechtsreif; es gelang mir nur einmal, ein reifes Tier zu erbeuten.

Die für die Biologie und Systematik weitaus wichtigsten Bewohner gehören alle der Klasse der Crustaceen an, im besonderen den Ordnungen der Copepoden, Amphipoden, Isopoden und Anomostraken. Die bis jetzt von den Zoologen ein wenig vernachlässigten Ostracoden senden nur Vertreter oberirdischer Gattungen in die Dunkelheit der subterranen Gewässer hinunter. Der Vollständigkeit halber seien sie hier erwähnt. Es sind:

Candonopsis kingsleyi Brady u. Rob.
Potamocypris fulva Brady.
Cypridopsis spec.
Candona eremita Veyd.

Candona spec.

„ *parallela* G. W. Müller.

Von *Cladoceren* sind folgende Arten subterran gefunden worden:

Leydigia leydigii Schröder.

Alona rectangula Sars.

A. Copepoda.

Unter dieser Ordnung finden sich die meisten Höhlencrustaceen; sie gehören speziell den zwei Familien der Cyclopiden und Harpacticiden an.

I. Cyclopidae.

I. Trifida.

1. *Cyclops prasinus* Fischer.

Dieser vorzüglich warme Gewässer bewohnende Copepode wurde von mir in vier Brunnen festgestellt. Es ist ein typischer Vertreter der supraterranen Fauna; die Grünfärbung der Tiere, speziell des Genitalsegmentes war durch das Leben im Dunkeln abgeschwächt worden. Sämtliche Tiere waren auffallend groß (bis 1 mm).

2. *Cyclops serrulatus* Fischer.

Wurde in 4 Brunnen und einer Brunnstube nachgewiesen. Die Tiere zeichneten sich alle durch Gelbfärbung aus, ein Zeichen dafür, daß dieser Copepode als in unterirdischen Gewässern nicht heimisch zu betrachten ist. In Höhlen ist sein Vorkommen von E. Graeter (38) festgestellt worden, der folgende Erklärung dafür gibt: „Ein so zahlreiches Vorkommen dieses Cyclops ist erklärlich, wenn man seine oberirdische Verbreitung in Betracht zieht. Nicht nur in allen fünf Weltteilen gehört er zu den häufigsten, sondern er findet sich auch in allen möglichen Gebieten, im Hochgebirge, im fließenden Wasser, in Quellen, in Moorgewässern, in salz- und kohlensäurehaltigen Gewässern, zu jeder Jahreszeit."

3. *Cyclops macrurus* Sars.

Wurde nur einmal in einem Brunnen beobachtet und zwar mit *Alona rectangula* zusammen lebend, was auf seine oberirdische Herkunft hindeutet.

4. *Cyclops macrurus var. subterranea* E. Graeter

wurde in derselben Höhle, in der sie E. Graeter (38) entdeckte, wieder beobachtet. Eine Eigentümlichkeit, auf die wir später noch zurückkommen müssen, war die, daß die Nachkommen dieser blinden Art, am Lichte gezüchtet, schon in der ersten Generation wieder intensiv rot gefärbte Augen erhielten.

5. *Cyclops teras* E. Graeter

wurde im Hölloch, wo er 1907 und 1910 von E. Graeter (38) gefunden, wieder erbeutet. Die Exemplare stimmten in allen Details mit den von E. Graeter beschriebenen überein.

6. *Cyclops fimbriatus* Fischer.

Diese oberirdisch sehr gemeine Art tritt auch häufig in unterirdischen Gewässern auf. Ich fand sie in 21 Brunnen, 13 Brunnstuben und 4 Höhlen. Die Art war stets hyalin und farblos. Augen waren meistens sichtbar. Die große Verbreitung in unterirdischen Gewässern ist wie bei *C. serrulatus* durch sein oberirdisches Vorkommen erklärlich; er ist einer der anpassungsfähigsten Copepoden und ein Kosmopolit. Seine Fähigkeit, auf fester Unterlage zu kriechen, gestattet ihm, in Höhlen und ähnlichen Orten aus dem Wasser herauszugehen und ohne große Lebensgefahr sich in benachbarte Tümpel zu begeben.

II. Bifida.

7. *Cyclops viridis* Jur.

E. Graeter (38) fand diesen Cyclopiden häufig in Höhlen; es wäre also zu erwarten gewesen, daß sein Auftreten in Sodbrunnen und Brunnstuben ebenfalls häufig sei. Dies war aber nicht der Fall. In Brunnen fand er sich nur dreimal, in Brunnstuben zweimal und einmal in Höhlen vor. So wie Graeter beobachtete auch ich eine große Variabilität des fünften Fußes.

8. *Cyclops crinitus* E. Graeter.

Diese von E. Graeter (38) zuerst beschriebene Form wurde von mir in 9 verschiedenen Brunnen und im Hölloch gefunden. Wie aus meinen Untersuchungen hervorgeht, handelt es sich um eine *C. viridis* nah verwandte Art.

Um die Unterschiede zwischen *C. crinitus* GRAETER und *C. capillatus* SARS, der einzigen in Frage kommenden Art, die mit 12gliederigen Antennen versehen ist, klarzulegen, verglich E. GRAETER (38) die drei Arten: *C. viridis*, *C. capillatus* und *C. crinitus* miteinander. Aus seiner Tabelle ist ersichtlich, daß außer der Antennengliederzahl, *C. capillatus* und *C. crinitus* nichts miteinander gemein haben. Die Verwandtschaft mit *C. viridis* tritt aber deutlich hervor.

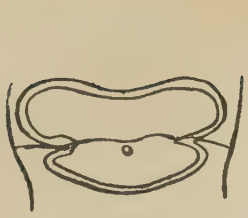
Es drängt sich hier die Frage auf, ob nicht etwa die Verwandtschaft von *C. viridis — C. crinitus* ein Analogon in der Verwandtschaft von *C. vernalis — C. capillatus* besitzt. In der Tat treffen wir alle für *C. vernalis* entscheidenden Merkmale, wie Form des Receptaculum seminis (das ziemlich variiert), Form des Furka-Innenrandes und Verhältnis der äußersten zur innersten Furkalendborste auch bei *C. capillatus* an. Stellen wir ähnlich wie E. GRAETER es für *C. crinitus—capillatus—viridis* es gemacht hat, die Merkmale von *C. viridis—crinitus* und *vernalis—capillatus* in einer Tabelle zusammen, so ergibt sich folgendes interessante Bild:

	C. viridis	*C. crinitus*	*C. vernalis*	*C. capillatus*
Die Achsen des Cephalothorax verhalten sich wie:	2 : 1	1,7 : 1		keine Angab.
Furka	divergierend	divergierend	kaum diverg.	kaum diverg.
Haarsaum am Innenrande der Furka	kontinuierlich	i. Büscheln	fehlt	fehlt
Borste des Außenrandes der Furka	im unteren Viertel	im unteren Drittel	im unteren Viertel	i. der Mitte
Innerste Apikalborste	doppelt so lang als die äußere	doppelt so lang als die äußere	gleich lang wie d. äußere	gleich lang w. d. äußere
Antennen	17 gliedrig	12 gliedrig	17 gliedrig	12 gliedrig
5. Fuß: der Dorn inseriert	nicht apikal	nicht apikal	apikal	apikal
Receptaculum seminis				

(Siehe Figuren Seite 26.)

Aus dieser Tabelle können wir ersehen, daß die Ähnlichkeit zwischen *C. viridis — C. crinitus* einerseits und *C. vernalis — C. capillatus* anderseits sehr groß ist, und nicht auf Zufälligkeit zurückgeführt werden kann. Denn systematisch wichtige Unterscheidungsmerkmale sind jedem Artpaar gemeinsam.

C. crinitus und *C. capillatus* sind Parallelformen, deren Ähnlichkeit auf ähnlichen biologischen Einfluß des Wohnmediums zurückzuführen ist.



Viridis.

Crinitus.

Vernalis.

Capillatus.

9. *Cyclops bisetosus* Rehberg.

Diese an der Form des Receptaculums leicht erkenntliche Art wurde in 9 verschiedenen Brunnen festgestellt, währenddem sie in den Brunnstuben vollständig fehlte. Es ist eine stenotherme Kaltwasserform, die die Fähigkeit besitzt, auszutrocknen und auf diese Weise eine Art Dauerstadium bildet. Ihr Auftreten in Sodbrunnen darf uns daher nicht verwundern.

10. *Cyclops nanus* Sars 1862.

Synonyme: *Cyclops coecus* Pratz 1866.
„ *languidus var. nana* Schm. 1893.
„ *nanoides* Lilljeborg.
„ *languidoides* Lilljeborg 1903.
„ *diaphanus* Lilljeborg 1903.
„ „ *var. diaphanoides* A. Graeter 1903.
„ *incertus* Wolf 1905.
„ *zschokkei* E. Graeter 1910.

Bemerkungen zu den Synonyma:

Im Jahre 1866 erschien in St. Petersburg eine Arbeit: „Über einige im Grundwasser lebende Crustaceen" von E. Pratz. Die außerordentlich schwere Zugänglichkeit der Pratzschen Arbeit veranlaßte Schmeil (67) einige Abbildungen und die Diagnosen der drei in dieser Arbeit veröffentlichten neuen Cyclopsarten

wiederzugeben. Die sehr mangelhafte Diagnose, die PRATZ für die eine der drei gefundenen Arten *C. coecus* gibt, stimmt auffallend mit meinen Befunden an *C. nanus* überein. Die Zahlen, die PRATZ zur Unterstützung seiner Diagnose gibt, sagen an und für sich nicht viel, da die Zahlenwerte für Borstenlängen usw. bei jedem Tier innerhalb gewisser Grenzen schwanken können, doch lassen sich die Maßverhältnisse gewisser Körperteile zueinander gut verwerten. Im allgemeinen stimmen diese relativen Zahlen mit meinen Befunden an *C. nanus* überein. Außer Maßen gibt PRATZ noch eine ausführliche Diagnose. SCHMEIL bemerkt dazu: „Obgleich aus den Diagnosen deutlich zu erkennen ist, daß PRATZ die drei subterranen Copepodenformen mit großer Sorgfalt studiert hat, so ist es außerordentlich schwer, ein sicheres Urteil über die Selbständigkeit resp. Artzugehörigkeit derselben abzugeben." Aus der Diagnose, die PRATZ für *C. coecus* gibt, erwähne ich nur folgende, mir wichtig scheinende Stelle: „Die obere Antenne besteht aus 11 Gliedern, von denen, wie es bei dieser Zahl immer der Fall ist, das dritte und siebente Glied die längsten sind." Aus der Abbildung von PRATZ ist die Zweigliedrigkeit des fünften Fußes zu erkennen. Nun ist aber *Cyclops nanus* die einzige mitteleuropäische Cyclopsart, die 11gliedrige Antennen hat, bei denen das dritte und nicht das vierte Glied größer ist, als die vorhergehenden, und die ein deutlich zweigliedriges, fünftes Beinpaar besitzt. Zudem ist die Art in Brunnengewässern sehr verbreitet. VEYDOVSKY (78), JAVOROVSKY (44) und ich fanden diesen Copepoden öfters im Grundwasser, wo er der häufigste Gast ist. Das Augenpigment kann bei den Formen, die sich schon lange unterirdisch aufhalten, ganz verschwunden sein; die Blindheit von *C. coecus* PRATZ bildet somit kein Hindernis zur Identifizierung von *C. nanus* und *C. coecus*. Es ist anzunehmen, daß SCHMEIL den *Cyclops nanus* SARS noch nicht kannte, als er bei der Besprechung der PRATZschen Diagnose schrieb: „Auch mit keiner bisher nur außerhalb Deutschlands beobachteten Art, deren Vorderantennen elfgliedrig sind, kann *C. coecus* identifiziert werden." Sonst wäre die Ähnlichkeit dieser zwei Formen einem solch gewissenhaften Forscher wie SCHMEIL nicht entgangen. Aus den obigen Ausführungen ist zu schließen, daß *C. coecus* PRATZ höchstwahrscheinlich mit *C. nanus* SARS identisch ist, und also nicht mehr als selbständige Art anzuführen wäre.

Cyclops languidus var. nana Schmeil.

Schmeil schreibt bei der Behandlung von *C. nanus* im Nachtrag zu „Deutschlands Süßwasser-Copepoden“: „Wer die beiden Sarsschen Diagnosen von *Cyclops languidus* und *C. nanus* Punkt für Punkt vergleicht, der wird finden, daß die einzige wichtige Differenz zwischen beiden Formen in der Gliederzahl der Vorderantennen (Weibchen) liegt, und wer nun gar imstande ist, Originalexemplare beider Arten zu untersuchen, der kann sich des Eindruckes nicht erwehren, daß wir es hier mit Formen einer Art zu tun haben. Ich bezeichne daher *C. nanus* im Tierreiche als *C. languidus var. nana* und bemerke noch, daß sich auch bezüglich des Baues des Receptaculum seminis zwischen Art und Varietät vollkommene Übereinstimmung geltend macht.“

Unzweifelhaft ist *C. nanus* Sars eine Reduktionsform von *C. languidus* Sars, doch scheint es mir in diesem Falle angebracht, *C. nanus* nicht als Varietät, sondern als selbständige Art zu betrachten. Die Gründe, die mich zu dieser Anschauung führten, sind kurz folgende: Die Gliederzahl der ersten Antenne bleibt stets konstant und wechselt nicht mehr, obwohl andere Extremitäten, wie fünfter Fuß und Furka an verschiedenen Lokalitäten verschiedene Reduktionserscheinungen aufweisen. Zudem kommen *C. nanus* und *C. languidus* öfters zusammen an den gleichen Lokalitäten vor, und beide leben unter den gleichen Lebensbedingungen ohne sich zu verändern. Kreuzungen zwischen diesen zwei Typen sind noch nicht beobachtet worden.

Cyclops nanoides Lilljeborg.

Mit diesem Namen bezeichnete Lilljeborg in seinen Vorlesungen (52) eine Cyclopsart, die er später in seinem wertvollen Werke: „Synopsis specierum hucusque in Suecia observatarum generis Cyclopsis“ als

Cyclops languidoides Lilljeborg

beschrieb. Die Diagnose von *C. languidoides* stimmt auffallend mit derjenigen von *C. nanus* überein; auch konnte ich in den Abbildungen keinen nennenswerten Unterschied dieser zwei Arten feststellen. Es scheint mir somit gegeben, die zwei Arten *C. nanoides* und *C. languidoides* mit *C. nanus* zu vereinigen.

Cyclops diaphanus Lilljeborg 1903.

Cyclops nanus war Lilljeborg bekannt, doch betrachtete er diese Art als mit *C. diaphanus* Fischer identisch. Er gibt bei der Beschreibung dieser Form als Synonyme folgende Namen an:

Cyclops nanus Sars.
„ *minutus* Claus.
Microcyclops diaphanus Claus.

In der Diagnose, die Lilljeborg für *C. diaphanus* nun gibt, heißt es unter anderem: „Pedes 1:mi—4:ti parium iisdem specierum duarum proxime antecedentium maxima ex parte similis." Die vorher beschriebenen Arten aber sind *C. languidus* und *C. languidoides*, zwei Arten also, deren erstes Beinpaar und der Endopodit des zweiten zwei-, der Exopodit des zweiten und die zwei folgenden Beinpaare dreigliedrig sind.

Fischer (31) hatte seiner Beschreibung von *C. diaphanus* Fischer nur die Abbildung des ersten Beinpaares beigegeben, das in beiden Fällen, bei *C. nanus* Sars wie auch bei *C. diaphanus* Fischer, zweigliedrig ist. Auch erwähnt er im Texte die Beschaffenheit der vier ersten Gliedmaßen nicht. In diesem Falle ist also der Irrtum Lilljeborgs erklärlich. Nicht so leicht begreiflich ist er jedoch, wenn man die Diagnosen der von ihm als mit *C. diaphanus* Lilljeborg identisch erklärten Art *Microcyclops diaphanus* Claus betrachtet. Claus (22) sagt deutlich, daß sämtliche Fußpaare von *Microcyclops diaphanus* zweigliedrig sind. Auch Schmeil, den Lilljeborg öfters zitiert, führt *C. diaphanus* Fischer als mit zweigliedrigen Beinpaaren versehen an. (67).

Wie nach ihm noch manch anderer, ließ sich Lilljeborg durch die scheinbare Eingliedrigkeit des fünften Fußes bei *C. nanus* beirren. Die Eingliedrigkeit dieser Extremität tritt sonst nur bei *C. diaphanus* auf, doch ist es, wie wir später sehen werden, möglich, daß auch *C. nanus* ein, allerdings nur scheinbar eingliedriges, fünftes Beinpaar besitzt.

Cyclops diaphanus var. diaphanoides A. Graeter.

Durch die gleiche Erscheinung wie Lilljeborg verleitet, nämlich die Eingliedrigkeit des fünften Beinpaares, stellte A. Graeter (35) eine neue Cyclopsvarietät auf, den *Cyclops diaphanus*

var. diaphanoides. A. Graeter (35) hatte die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen *C. languidus* und *C. diaphanus* erkannt und glaubte in dieser neuen Varietät das Bindeglied zwischen diesen zwei Formen gefunden zu haben, das allerdings näher bei *C. diaphanus* stehen sollte, als bei *C. languidus.* Es ist kaum anzunehmen, daß A. Graeter den *Cyclops nanus* kannte, da er sonst wohl in dieser Form schon das Bindeglied der zwei oben genannten Arten gesehen, und die neue Varietät als mit *C. nanus* identisch erkannt hätte.

Die Eigentümlichkeiten von Graeters Varietät bestehen, außer in der elfgliedrigen ersten Antenne, in der Eingliedrigkeit des fünften Fußes, der große Ähnlichkeit mit dem von *C. diaphanus* aufweist. Bei der Beschreibung dieser Art sagt A. Graeter treffend: „Diese Varietät besitzt von *Cyclops languidus* die Schwimmfüße und das Receptaculum, während sie mit dem typischen *C. diaphanus* die Zahl der Antennenglieder, den Bau des rudimentären Fußes und der Furka gemein hat."

Kleiber (50 b), der am gleichen Orte (Jungholz) die gleiche Form fand, berichtet folgendes über den abweichenden Bau des rudimentären fünften Fußes der Varietät *diaphanoides*: „Der Bau des rudimentären Fußes ist charakteristisch; er hat A. Graeter dazu geführt, das Tier dem *Cyclops diaphanus* zuzuteilen. In der Regel tritt uns auch hier wiederum das zweigliedrige Füßchen, wie wir es bei *C. languidus* angetroffen, entgegen. Sehr oft aber nimmt man das wahr, was Wolf an seinen Formen aus dem Buhlbachsee beobachtet hat, daß nämlich das Basalglied scheinbar verschwunden ist, aber bei scharfer Einstellung unter dem Panzer gut nachgewiesen werden kann. In diesem Falle tritt das ein, worauf schon bei *C. languidus* hingewiesen wurde: die Seitenborste des Basalgliedes scheint dann aus dem Thoraxsegmentrande auszutreten." Das dann eingliedrige Füßchen ist mit dem von *C. diaphanus* identisch.

Cyclops incertus Wolf 1905.

Unter dem Namen *C. incertus* beschrieb E. Wolf (80) einen Cyclopiden, der, nahe verwandt mit *C. languidus,* sich von diesem durch 11 gliedrige I. Antennen, 1 gliedrigen fünften Fuß und rötliche Färbung des Körpers, geringe Eizahl und einen kleinen, schwach pigmentierten Augenflecken unterschied. Er bemerkt

noch: „Bei einigen besonders durchsichtigen Exemplaren ließ sich auch das Basalglied (des fünften Fußes) noch unter der Cuticula verfolgen, und die Verbindung desselben mit dem seitwärts stehenden Haar nachweisen." Aus dieser Beobachtung schließt er auf eine noch nicht ganz abgeschlossene Rückbildung des zweigliedrigen Füßchens von *C. languidus*. In einer Tabelle wird dann *C. incertus* mit *C. languidus* verglichen, und Wolf konstatiert, daß *C. incertus* der Stammart gegenüber so viele systematisch wichtige Unterschiede aufweist, daß er die Form als eine neue Art bezeichnen muß.

Hätte Wolf statt *C. incertus* Wolf mit *C. languidus* Sars zu vergleichen, seine neue Art mit *Cyclops nanus* Sars, den er auch gefunden, aber als Varietät von *C. languidus* Sars betrachtete, verglichen, so wäre ihm die große Ähnlichkeit seiner neuen Form mit der bekannten Varietät von *C. languidus* Sars gewiß aufgefallen.

Cyclops incertus ist genau das gleiche Tier, wie der *C. diaphanus var. diaphanoides* von A. Graeter, und es gilt somit für diese Art das gleiche, was für die vorhergehende gesagt wurde.

Cyclops zschokkei E. Graeter.

Unter den sechs neuen Arten, die E. Graeter (38) aus den Höhlengewässern der Schweiz erwähnt, befindet sich auch eine Art, die große Ähnlichkeit mit *C. nanus* aufweist. Diese Eigenschaft bewog mich, mit Herrn E. Graeter zusammen die Höhle, in welcher er das Tier entdeckt hatte, zu besuchen. Wir fanden dort einige Exemplare von *Cyclops zschokkei* und konnten uns überzeugen, daß diese „neue Art", von einigen kleinen Unterschieden abgesehen, mit *C. nanus* identisch ist. Auffallend war die Durchsichtigkeit der Exemplare und das vollständige Fehlen eines Augenpigmentes. Der Unterschied zwischen *C. zschokkei* und *C. nanus* besteht in der Länge der Furkalborsten, deren Verhältnisse, von außen nach innen gezählt (wenn man die äußerste = 1 setzt) folgendermaßen lauten: 1 : 4,3 : 8,2 : 2, währenddem bei der in den Brunnen häufig vorkommenden Art dasselbe Verhältnis = 1 : 6,1 : 10,8 : 1,08 ist. Ein anderer Unterschied liegt in dem Borstenverhältnis des fünften Beinpaares. Dort verhalten sich bei *C. zschokkei* der apikale Dorn zur apikalen Borste des zweiten Gliedes wie 1 : 3—4,5, währenddem dasselbe Ver-

hältnis bei der Brunnenform = 1: 1,5—2,5 ist. Diese ziemlich konstanten Unterschiede würden die Bildung einer Varietät gestatten, doch scheint mir die Aufstellung einer solchen ungeeignet, da *C. zschokkei* höchstens eine Lokalform von *C. nanus* ist.

Beschreibung der Art.

Cyclops nanus Sars.

I. Antenne 11 gliedrig, Sinneskolben am achten Glied, reicht manchmal bis zur Hälfte des neunten. Beide Äste des 1. Beinpaares und Innenast des 2. zweigliedrig. Außenast und beide Äste der folgenden zwei Beinpaare dreigliedrig. Fünftes Beinpaar zweigliedrig. Basalglied breiter wie hoch mit einer befiederten Borste an der äußeren Ecke. Endglied länglich, ca. doppelt so lang als breit mit einer längeren Borste und einem kürzeren Dorn, die beide apikal inseriert sind. Hin und wieder ist es auch möglich, daß das Basalglied scheinbar verschwindet, jedoch noch unter dem Panzer des vierten Thorakalsegmentes zu bemerken ist. Das fünfte Beinpaar erscheint dann eingliedrig.

Receptaculum seminis stark variabel je nach der Füllung mit Sperma, gleicht im übrigen dem von *C. languidus*. Die Furka ist in der Regel etwas länger als die zwei letzten Abdominalsegmente zusammen, doch kann dieses Maß nach unten oder oben hin überschritten werden. Die Insertionsstelle der Seitenborste befindet sich entweder in der Hälfte oder im unteren Viertel, oder aber am Anfang des letzten Drittels, wie dies bei *C. languidus* der Fall ist. Von den beiden Endborsten sind nur die beiden mittleren entwickelt.

Die von mir untersuchten Exemplare von *C. nanus* stammten von fünf verschiedenen Fundstellen her:

1. Das Moor von Jungholz im Schwarzwald.
2. Die Sodbrunnen der Umgebung Basels.
3. Die Brunnstuben der Umgebung Basels.
4. Die Höhlen im Neuenburger Jura.
5. Ein Brunnen in der Nähe Aleppos (Kleinasien).

Diese fünf verschiedenen Fundorte enthielten vier verschiedene Varietäten von *C. nanus*, die sich durch den Bau der Furka und des rudimentären Fußes unterschieden. Was die Formen von

Jungholz betrifft, so machte ich dieselbe Beobachtung wie Kleiber (50 b), der folgendes berichtet:

„Als konstantes Unterscheidungsmerkmal (zwischen *C. languidus* und *C. nanus*) tritt sodann wieder die Insertionsstelle der seitlichen Furkalborste auf; war sie bei *languidus* stets zu Beginn des letzten Drittels, so finden wir sie bei *nanus* immer genau in der Mitte. Dieses Merkmal ist so konstant, daß man daran leicht juvenile Formen der beiden Arten auseinanderhalten kann."

Kleibers Feststellung stehen meine Befunde an *C. nanus* aus den Brunnen und Höhlen entgegen. Bei diesen Exemplaren inserierte die seitliche Furkaborste genau zu Beginn des unteren Viertels der Furka. War sie also bei Jungholzer Exemplaren im Vergleich zu *C. languidus* höher hinaufgerückt, so ist sie bei den Brunnenbewohnern tiefer gesetzt worden. Eine Mittelstellung nehmen die Exemplare ein, die in dem Brunnen bei Aleppo gefunden worden sind. Bei diesen befindet sich die Insertionsstelle der Borste im ersten Drittel der Furka, wie es auch bei *C. languidus* der Fall ist.

Was das Größenverhältnis der Furkalborsten zueinander betrifft, so weisen einzig die Exemplare aus den Höhlen eine Abweichung auf.

In der folgenden Tabelle sind obige Verhältnisse dargestellt, und zwar ist die äußere Borste = 1 gesetzt.

	äußere	zweite	dritte	innere Borste
Moor bei Jungholz	1	6	10	0,8
Brunnen bei Basel	1	6,1	16,8	1,08
Brunnen Aleppo	1	6,6	10	0,8
Höhlen	1	4,3	8,2	2

Die äußere Borste ist bei allen Formen ungefähr gleich lang. Ihre Länge beträgt 0,02—0,03 mm. Die Variationen des fünften Fußes sind bereits stärker. Die meisten sind bei der Besprechung der Synonyme erwähnt worden. Hauptsächlich kommt hier in Frage das Verschwinden der Basalplatte unter der Cuticula des Thoraxsegmentes, das einige Autoren bewog, eine neue Art aufzustellen. Wenn *C. nanus* auch stark variiert, so geschieht dies doch nur innerhalb gewisser Grenzen. Daß aber solche Variationen vorkommen, ist leicht begreiflich, wenn wir die Verwandtschaftsbeziehungen unserer Form betrachten.

Als Stammform von *C. nanus* ist unzweifelhaft *C. languidus* anzusehen, aus welcher sich *C. nanus* durch Rückbildung der Antennen und auch des Augenpigmentes gebildet hat. Auf dieser Stufe des Verkümmerungsprozesses zeigt sich schon durch das Variieren der Form die Tendenz, sich noch weiter zurückzubilden. Dies geschieht durch die Resorption des Basalgliedes des fünften Fußes. Der nächste Sprung, den *C. nanus* in seinem Verkümmerungsprozeß macht, ist die Rückbildung der Beinpaare, so daß die beiden Äste aller vier Beinpaare zweigliedrig erscheinen. Diese Form wurde *Cyclops diaphanus* Fischer getauft. Das fünfte Füßchen ist eingliedrig, aber bei besonders durchsichtigen Exemplaren hat Wolf (80) dieselbe Erscheinung festgestellt, wie für *C. incertus;* die Basalplatte des Fußes ist noch unter der Cuticula des vierten Thoraxsegmentes vorhanden. Die folgende Tabelle möge die geschilderten Verhältnisse veranschaulichen:

Art:	I. Antenne Gliederzahl	1. Beinp. enp.	1. Beinp. exp.	2. Beinp. enp.	2. Beinp. exp.	3. Beinp. enp.	3. Beinp. exp.	4. Beinp. enp.	4. Beinp. exp.	5. Bp.
C. bicuspidatus Claus	17	3	3	3	3	3	3	3	3	2
C. languidus Sars	16	2	2	2	3	3	3	3	3	2
C. nanus Sars	12	2	2	2	3	3	3	3	3	2-1
C. diaphanus Fischer	12	2	2	2	2	2	2	2	2	1

Verbreitung.

C. nanus ist verbreiteter als man bisher annahm. In Sodbrunnen allein wurde er bis jetzt an folgenden Orten gefunden: 1866 in München, (62) 1890 Prag, (78) 1893 Krakau und Lemberg, (44) 1913—1916 in Basel, Rivaz am Genfersee und Aegerisee, Kt. Zug. (vom Autor).

In bezug auf Häufigkeit nimmt *C. nanus* unter den Cyclopiden der Brunnen den ersten Platz ein, denn zirka 50 % von ihnen enthielten die Art. In Quellen scheint er jedoch seltener zu sein, denn ich fand ihn nur in 12 % der untersuchten Brunnstuben. Über sein Vorkommen in Höhlen kann keine bestimmte Angabe gemacht werden, da ihre Fauna noch zu wenig erforscht ist und erst wiederholte Besuche ein und derselben Lokalität ein einigermaßen richtiges faunistisches Bild der betreffenden Örtlichkeiten geben. So fand z. B. E. Graeter *C. nanus* nur in drei von 50 untersuchten Höhlen, die sich alle im Jura befinden. Von mir wurde er in einer weiteren Jurahöhle nachgewiesen.

Oberirdisch ist die Art schon in Skandinavien (52), Deutschland (80), England (71 b), der Schweiz (74) und Syrien [1]) nachgewiesen worden.

11. *Cyclops diaphanus* Fischer.

In unseren Breiten selten, wurde *C. diaphanus* nur einmal in der Grotte de Vert in einigen Exemplaren erbeutet. Sämtliche Tiere waren äußerst hyalin und farblos. Das Auge war nicht mehr erkennbar, doch erschien es wieder, nachdem die Tiere einige Zeit dem Einfluß des Lichtes ausgesetzt waren. Die Größe des Tieres schwankte zwischen 0,6—0,9 mm.

12. *Cyclops sensitivus* A. Graeter u. P. A. Chappuis (36).

1910 zuerst von mir in Sodbrunnen gefunden, ist er der einzige im Grundwasser vorkommende Cyclopide, der noch nicht in Höhlen festgestellt worden ist. Seinen Artcharakter erhält *C. sensitivus*

1. durch die ungewöhnlichen Umrisse des Receptaculums, das als x- oder schmetterlingsförmig bezeichnet werden kann, und

2. durch die außergewöhnliche Länge des Sinneskolben, der über die drei folgenden Antennenglieder hinausragt; eine Länge, die im ganzen Genus sonst nirgends erreicht wird. Dieses auffallende Merkmal hat dem *Cyclops* den Namen *C. sensitivus* eingetragen. Im übrigen gehört er zur Gruppe der Bifida, und zwar zu der Unterabteilung, deren rudimentäres Füßchen den Seitendorn des Endgliedes apikal trägt.

Die I. Antennen ♀ sind 17 gliedrig und reichen, zurückgeschlagen, nicht ganz bis an das Ende des zweiten Cephalothoraxsegmentes. Der außerordentlich lange Sinneskolben entspringt am Ende des zwölften Gliedes und reicht bis zum Ende des fünfzehnten.

Exo- und Endopodit der vier ersten Beinpaare sind dreigliedrig; das fünfte Beinpaar ist zweigliedrig. Das wie bei *C. viridis* breite basale Glied des fünften Beinpaares trägt an seinem äußeren Ende ein befiedertes Haar; das Endglied eine Borste und einen Dorn, die beide apikal inserieren.

Das Receptaculum seminis ist, wie schon gesagt, x-förmig. Die bei anderen Arten öfters vorkommende Veränderung der Form infolge verschieden starker Füllung mit Sperma konnte hier

[1]) Nach Mitteilungen von Dr. E. Graeter.

nicht beobachtet werden. Bei weniger stark gefülltem Receptaculum sind die Spermatozoen kugelig; wenn sie aber dicht gedrängt sind, nehmen sie eine polyedrische Form an. Die Furka ist fast so lang, wie die zwei letzten Abdominalsegmente. Die Seitenborste ist befiedert und inseriert ungefähr in deren Mitte. Die Endborsten verhalten sich von innen an gerechnet, wie 1 : 4 : 3 : 0,5. Sämtliche Exemplare waren hyalin und farblos.

Die Zahl der Eier, die in einem Eiballen getragen werden, schwankt zwischen 4 und 8.

C. sensitivus wurde in vier Brunnen und einer Brunnstube gefunden; er ist ein ausgesprochenes Grundwassertier. Sein Vorkommen in den zurzeit faunistisch noch ungenügend bekannten Höhlengewässern ist möglich, jedoch nicht absolut sicher. Trotzdem kann ich ihn heute schon als subterranen Copepoden charakterisieren.

Bei seinen Untersuchungen der Grundwasser von München fand Pratz (62) einen *Cyclops*, den er *C. serratus* nannte.

Pratz verstand den Bau des rudimentären Fußes nicht; seine Zeichnungen, sowie die Beschreibung sind nicht genügend, Receptaculum und Sinneskolben werden nicht angegeben. Schmeil suchte darum diese Art mit *C. viridis* zu identifizieren. Neuerdings aber will Miethe (58) den *C. serratus* wieder gefunden haben, und sucht Schmeils Ansicht von der Identität mit *C. viridis* zu entkräften. Leider gibt auch Miethe keine Beschreibung des Receptaculums, das ja bei dieser Form typisch ist und zu einer Identifizierung genügen würde, und da der Brunnen, den er untersucht hatte, nicht mehr existiert, so kann der Fund nicht nachgeprüft werden.

C. sensitivus hat einige Ähnlichkeit mit *C. serratus* Pratz, doch ist dieser so ungenügend beschrieben, daß eine Identifikation dieser Art mit irgend einer anderen mit Sicherheit nicht möglich ist.

13. *Cyclops unisetiger* E. Graeter.

Diese wunderlichste aller europäischen Cyclopidenformen fand zuerst E. Graeter (38) in der Grotte de Vert. Er glaubte mit ihr die Übergangsform zu den Harpacticiden gefunden zu haben. In der Tat erinnert der Habitus des ganzen Tieres lebhaft an diese Copepodenfamilie, doch ist die Ähnlichkeit wohl nur als Konvergenzerscheinung aufzufassen.

Das Vorhandensein einer solchen Übergangsform ist meines Erachtens nicht notwendig. Wir können uns ebensogut diese beiden Familien von einer gemeinsamen Grundform abgeleitet denken, die wir jedoch nicht im Süßwasser sondern im Meer zu suchen hätten. Die marinen Copepoden überragen ja an Zahl weitaus die des Süßwassers und sind ihrem Habitus nach die ursprünglicheren.

Ein anderer Grund liegt im phylogenetischen Alter der Form. Die meisten echten Höhlentiere zeichnen sich durch ihren äußerst konservativen Charakter aus, dank dem sie sich von den ältesten Zeiten bis auf heute fast unverändert haben erhalten können. Wie später gezeigt werden soll, trifft dies aber für Cyclopiden nicht zu, denn fast jeder Höhlencopepode kann auf eine oberirdisch noch lebende Form zurückgeführt werden. Wir müssen daher die supraterranen Copepoden als die älteren Formen ansehen. *C. unisetiger* kann kaum als Reduktionsform einer schon bekannten Art betrachtet werden. Er muß als Abkömmling einer noch unbekannten, vielleicht in Höhlen lebenden, vielleicht ausgestorbenen Form angesehen werden. Der Besitz eines Analoperculums unterscheidet ihn von allen bekannten europäischen Arten; nur eine einzige exotische Art besitzt ebenfalls ein solches, der *Cyclops operculatus* mihi aus Surinam (18).

Diese zwei Formen haben außer dem Operculum noch verschiedene Ähnlichkeiten, wie die Zweigliedrigkeit der vier ersten Beinpaare, das eingliedrige fünfte Beinpaar, die Gestalt der Furka und die Größe. Was aber die zwei Formen unterscheidet und eine Zurückführung auf den gleichen Ursprung ausschließt, sind die ersten Antennen und das Receptaculum seminis.

Harpacticidae.

I. Gen. Canthocamptus.

1. *Canthocamptus crassus* G. O. Sars.

Da *C. crassus* ein Kosmopolit ist, der weite Verbreitung genießt, im Schlamme eintrocknen und bei Befeuchtung wieder aufleben kann, war es zu erwarten, daß er auch in Sodbrunnen und Brunnstuben auftrete. *C. crassus* liebt schlammigen Untergrund. Auch E. Graeter (38) fand diese Art in unterirdischen

Gewässern: im Hölloch und in der Glitzersteinhöhle bei Gempen. Ich konnte sie an beiden Orten wieder feststellen. In allen Fällen war das Auge der erwachsenen Tiere mehr oder weniger deutlich pigmentiert.

2. *Canthocamptus echinatus* Mrz. *var. luenensis* O. Schm.

Diese Form unterscheidet sich von der Forma typica hauptsächlich durch die Beborstung des fünften ♀ und ♂ Fußes, indem das Basalglied des Beinpaares ♀ statt sechs nur fünf apikale Borsten trägt, da die sechste auf den Außenrand hinuntergerückt ist. Beim fünften ♂-Fuß ist bei der *var. luenensis* der Unterschied zwischen den zweiten Borsten des inneren Teiles des Basalgliedes nicht so ausgeprägt, wie bei der typischen Form. *C. echinatus var. luenensis* ist von Zschokke (87) und Keilhack (47 a) alpin, von Thiébaud (74) und Brehm (3) in Seen gefunden worden. Im Neuenburgersee tritt diese Art in Tiefen von 35—100 m auf (74). Es ist daher nicht erstaunlich, daß *C. echinatus* auch in Spaltengewässern erscheint. Zirka 30 % der untersuchten Brunnstuben und eine Höhle (Hölloch) enthielten unseren Harpacticiden, währenddem er in Sodbrunnen nur einmal vorgefunden wurde. Das oberirdische Vorkommen in den Alpen, sowie das Auge, das auch bei den im Hölloch gefundenen Exemplaren stets vorhanden war, wenn auch manchmal nur schwach pigmentiert, läßt auf supraterrestrischen Ursprung schließen.

Öfters wurden Weibchen angetroffen, die zwei Spermatophoren trugen, auch sind Begattungsversuche der Männchen bei eitragenden Weibchen keine Seltenheit, und Weibchen, die einen Eisack, sowie Spermatophoren tragen, sind in Kulturen von *C. echinatus var. luenensis* öfters anzutreffen.

3. *Canthocamptus minutus* Claus.

Dieser, leicht an den zweispitzigen Dornen des Analoperculums zu erkennende Harpacticide bewohnt sowohl die Tiefen der Seen, wie auch die alpinen Gewässer. Häufig ist er in Flüssen, Bächen und Teichen anzutreffen. Sein Vorkommen in unterirdischen Gewässern beschränkt sich auf zwei Sodbrunnen auf dem linken Rheinufer bei Michelfelden, wo er auch schon von A. Graeter (35) oberirdisch festgestellt worden ist. Da er sonst allen anderen untersuchten subterranen Örtlichkeiten fehlte, ist mit ziemlicher

Sicherheit anzunehmen, daß *C. minutus* in den zwei genannten Fällen von der Oberfläche her in den Brunnen gelangt ist.

4. *Canthocamptus zschokkei* Schmeil.

Wie die vorige Art ist auch diese zu den Zufallsgästen an unterirdischen Orten zu zählen, obwohl sie E. Graeter (38) im Hauensteintunnel und in der Grotte St. Marie gefunden hat. Ich traf *Canthocamptus zschokkei* in zwei nahe beieinander liegenden Sodbrunnen an. Die kleine Individuenzahl, die erbeutet wurde, sowie der mangelhafte Abschluß des Brunnens gegen die Oberwelt lassen auf eine Infektion von außen her schließen. Auch die Funde E. Graeters sind damit in Einklang zu bringen, da *Canthocamptus zschokkei* als häufiger Moosbewohner leicht verschleppt werden kann und, durch große Anpassungsfähigkeit ausgezeichnet, sich leicht an neuen Orten ansiedeln kann.

5. *Canthocamptus pygmaeus* G. O. Sars.

Auch diese Art tritt nur in Sodbrunnen und Höhlen auf, währenddem sie den Brunnstuben völlig fehlt. Von mir wurde sie in vier Brunnen und einer Höhle festgestellt, und E. Graeter (38) konstatierte ihre Anwesenheit in der Haslerhöhle und der Grotte de St. Marie, wo *Canthocamptus pygmaeus* zusammen mit *C. zschokkei* auf nassem Reisig lebte. *C. pygmaeus* ist ein Moosbewohner, der, wenn auch nicht so ausgeprägt wie *Epactophanes muscicola*, doch eine bestimmte Tendenz zeigt zum Landleben überzugehen. Ziehen wir in Betracht, daß die Sodbrunnen in der Regel schlecht verschlossen sind, und daß in Höhlen, die viel besucht werden, leicht von außen her Organismen eingeschleppt werden können, so ist die Wahrscheinlichkeit groß, daß *C. pygmaeus* nur als verirrter Gast in unterirdischen Gewässern weilt. Die Augen der gefundenen Exemplare waren sehr pigmentarm, am Licht gezüchtet, erhielten sie aber nach kurzer Zeit ihre lebhaft rote Färbung wieder zurück.

6. *Canthocamptus schmeili* Mrzk. *var. hamata* Schm.

Von der zuerst von Mrazek in Böhmen gefundenen Art *Canth. schmeili* lebt in unterirdischen Gewässern nur dessen Varietät *hamata* Schmeil, die sich durch folgende Merkmale von der typischen Form unterscheidet:

Die Apophyse des zweiten Gliedes des Endopoditen des dritten ♂-Beinpaares ist viel länger als das dritte Glied, und nicht stumpf, sondern mit einem Widerhaken versehen. Das Basalglied des fünften Beinpaares des Männchens trägt zwei Dornen auf der Innenseite, von denen der innere länger ist. Beim Weibchen ist der stark verlängerte innere Teil des Basalgliedes des fünften Fußes mit sechs, statt nur fünf Borsten versehen. *Canthocamptus schmeili* nimmt zweifellos im System der Harpacticiden eine eigene Stellung ein. Der Bau des fünften Füßchens und der Furka, sowie die Art und Weise der Bewegung und die Lebensweise der erwachsenen Tiere lassen es wahrscheinlich erscheinen, daß diese Art nicht der Gattung *Canthocamptus* zuzuweisen ist. Auch Haberbosch (40) hat in seiner Tabelle, die die verwandtschaftlichen Beziehungen der einzelnen Canthocamptusarten veranschaulicht, *Canthocamptus schmeili* mit keiner anderen bekannten Art in Beziehung bringen können, so daß diese Art mit ihren zwei Varietäten dort eine ganz isolierte Stellung einnimmt. Um die Gattungszugehörigkeit dieser Art zu ermitteln, wurden Kulturen angelegt. Die wenigen Entwicklungsstadien, die jedoch bis jetzt erhalten wurden, lassen sichere Schlüsse noch nicht zu.

II. Gen. Moraria.

1. *Moraria varica* E. Graeter.

Im Jahre 1910 fand E. Graeter (38) in einer Höhle im Neuenburger Jura und im südlichen Schwarzwald eine neue Harpacticidenform, die er *Canthocamptus varicus* benannte. Im Januar 1916 fing auch ich diese Form in einer Brunnstube der Umgebung Basels, wo sich auf faulendem Holze eine große Individuenzah vorfand und im Juli in zwei Baumes im Jura. Schon Graete hegte Zweifel über die Zugehörigkeit seiner Form zur Gattun *Canthocamptus;* er zog es aber vor, die schon an und für sich große Zahl der Gattungen in der Familie der Harpacticiden nicht noch um eine zu vermehren und reihte daher seine Form in die Gattung *Canthocamptus* ein. Da sich in meinen Kulturen eine große Anzahl von Nauplien dieser Art vorfanden, benützte ich die Gelegenheit, um die Entwicklung des Graeterschen *Canthocamptus varicus* zu studieren. Es wurde festgestellt, daß dieser Harpacticide unmöglich ein *Canthocamptus* sein könne, da die Naupliuslarven,

obschon in der gleichen Stadienanzahl wie bei *Canthocamptus* vorhanden, sich morphologisch von denen der Canthocamptusarten stark unterschieden. Vergleiche mit den Naupliuslarven von *Moraria brevipes* und *Moraria arboricola* Scourf. zeigten, daß *Canthocamptus varicus* in seinen Entwicklungsstadien eine große Ähnlichkeit, fast Übereinstimmung mit denen der anderen *Moraria*-Arten besitzt. Durch diese Koinzidenz in der larvalen Entwicklung sah ich mich veranlaßt, den *Canthocamptus varicus* E. Graeter dem Genus *Moraria* einzuverleiben.

Zu der gleichen Zeit machte auch Haberbosch (40), der, die Harpacticiden auf morphologischem Wege untersuchend, zu den gleichen Resultaten kam wie ich, auf die Wahrscheinlichkeit aufmerksam, daß *Canthocamptus varicus* u. a. m. der Gattung *Moraria* angehöre.

Die Eisäckchen, die E. Graeter nicht beobachtet hatte, werden nur kurze Zeit herumgetragen. Sie sind lose an der Geschlechtsöffnung der Weibchen angeheftet und trennen sich bei geringen Erschütterungen sofort ab. Sie sind sphärisch und enthalten 3—4 Eier. *Moraria varica* ist eng mit der von Carl in einer Höhle der Krim gefundenen Form verwandt, die er als *Canthocamptus subterraneus* beschrieb (13). Nachdem nun erkannt wurde, daß der von Graeter beschriebene *Canthoc. varicus* zum Genus *Moraria* zu zählen ist, muß auch sein nächster Verwandter dazu gerechnet werden. Vor kurzer Zeit beschrieb D. J. Scourfield (71) eine neue Morariaart, *Moraria arboricola,* die sich im faulenden Holze der hohlen Baumstämme aufhält. Ein Vergleich der eben genannten drei Formen zeigte, daß wir hier drei nahverwandte Arten vor uns haben. Graeter hat schon die Unterschiede zwischen *Moraria varica* und *Moraria subterranea* auseinandergelegt, so daß hier ein Vergleich zwischen *Moraria varica* und *arboricola* genügt.

In der folgenden Tabelle werde ich die Unterschiede, so wie sie von Herrn Scourfield und mir an lebendigem Material festgestellt worden sind, zusammenstellen. (S. 42.)

2. *Moraria schmeili* van Douve.

1903 von van Douve entdeckt, wurde sie von mir nur einmal in einem Brunnen erbeutet. Die wenigen Exemplare, es waren

Rostrum	*M. varica* mit deutlichen Papillen am Ende	*M. arboricola* ohne deutliche Papillen
I. Antenne	8 gliedrig	7 gliedrig
Nebenast der II. Antenne	gewöhnlich mit 4 Borsten	mit 3 Borsten
2. Glied des Endopoditen vom 2. bis 4. Beinpaar ♀	mit 3 apikalen Borsten	mit 2 apikalen Borsten
2. Glied des Endopoditen des 4. Beinpaares ♂	eine der 4 Borsten am Innenrande größer wie die andern	die 4 Borsten am Innenrande gleich groß
5. Fuß ♀	Borsten der Basalplatte gefiedert	Borsten der Basalplatte ungefiedert
5. Fuß ♂	die äußere der zwei apikalen Borsten am 2. Glied doppelt so lang als die innere	die apikalen Borsten am 2. Glied gleich lang
2. und 3. Abdominalsegment ventral	mit Zähnchenreihen, die die Seiten des Segments erreichen	die Zähnchenreihen erreichen die Seiten des Segmentes nicht
Innenseite der Furka	ohne Zähnchenreihen	mit 2 quer gelagerten Zähnchenreihen
Analoperculum bei jugendlichen Exemplaren	ganzrandig glatt	mit kleinen zipfelartigen Auswüchsen.

deren nur zwei, legen die Vermutung nahe, daß der Brunnen diese Art nur zufällig beherbergte.

III. Gen. Epactophanes.

1. *Epactophanes muscicola* Richters.

Sonst nur in Moospolstern heimisch, ist diese Art an drei verschiedenen Orten von mir beobachtet worden: in zwei Brunnstuben und in der Grotte de Vert. An beiden Orten ist es höchst wahrscheinlich, daß die wenigen Individuen, die erbeutet wurden, in den unterirdischen Gewässern nicht heimisch sind und durch irgend einen Zufall in diese gelangten. *Epactophanes muscicola* bewohnt, wie der Name schon sagt, Moospolster und besitzt die Fähigkeit auszutrocknen und bei feuchter Witterung wieder aus der „Trockenstarre" aufzuleben. Dieser Eigenschaft ist es zuzuschreiben, daß die blinde Art in unterirdische Gewässer verschleppt werden kann. In keinem Falle kann aber, wie später gezeigt werden soll, deren Blindheit als Folge des Aufenthalts an solchen Örtlichkeiten gelten.

IV. Gen. Viguierella.

1. *Viguierella coeca* Maupas.

Diese weit verbreitete, jedoch seltene Harpacticidenart wurde von mir in vier verschiedenen Sodbrunnen der Stadt Basel gefunden, und zwar liegen zwei davon auf dem rechten, die zwei anderen auf dem linken Rheinufer. In einer früheren Arbeit (16) beschrieb ich unter Benützung eines Manuskriptes von Maupas die Lebensweise und den Entwicklungsgang dieses Krusters.

Das Weibchen mißt im ausgewachsenen Zustande, die Furkalborsten nicht eingerechnet, zwischen 0,57 und 0,6 mm; das Männchen, welches etwas kleiner ist, 0,53—0,56 mm. Der Körper ist walzenförmig, schwach in dorsoventraler Richtung zusammengepreßt, und zeigt im allgemeinen die Eigentümlichkeiten des Harpacticidenhabitus. Er besteht aus zehn Segmenten beim Weibchen und dementsprechend elf beim Männchen. Bei *Viguierella* ist das Kopfsegment nicht mit dem ersten Thorakalring verwachsen, die Thorakalsegmente werden hierdurch um eines vermehrt, was die Gattung von andern Süßwasser-Harpacticiden unterscheidet. Das Kopfsegment geht nach vorn in ein ziemlich breites, nach der ventralen Seite zu gebogenes Rostrum über, das in eine Spitze ausgezogen ist und zwei Sinneshaare trägt.

Die I. ♀ Antenne ist achtgliedrig und reicht zurückgebogen etwa bis zum ersten Thorakalsegment. Sie wird gewöhnlich horizontal getragen und besitzt am vierten Segment einen Sinneskolben, der bis zur Hälfte des siebenten Gliedes reicht. Die I. ♂ Antenne ist ebenfalls achtgliedrig und prähensil. Sie dient bei der Kopulation zum Festhalten der Weibchen an den Furkalborsten. Die Schwimmfüße sind bei beiden Geschlechtern gleich, und bestehen beim ersten bis dritten Paare aus einem dreigliedrigen Exopoditen und einem schwächer beborsteten dreigliedrigen Endopoditen. Das vierte Fußpaar hingegen hat einen zweigliedrigen Endo- und einen dreigliedrigen Exopoditen. Der fünfte Fuß des Weibchens besteht aus zwei durch eine Spalte getrennten Teilen. Der innere Teil trägt zwei dicke Borsten, währenddem der äußere deren vier von geringer Länge besitzt. Ein Außenranddorn ist vorhanden. Beim fünften Fuß des Männchens ist das Basalglied verkümmert und besteht nur aus einer Dornen-

reihe und einem darüber befindlichen dreieckigen Fortsatz. Das Endglied ist länglich mit sechs Borsten.

Die ♀ Furka ist von der des Männchens verschieden. Die plumpen quadratischen Furkaläste tragen die übliche Anzahl von Borsten. Eine Abweichung von der gewöhnlichen Ausbildungsform der Harpacticidenfurka besteht in einer ungleichmäßigen Entwicklung der Apikalborsten. Es sind nämlich statt der zweiten und dritten, die zweite und vierte, vom Innenrand aus gezählt, größer wie die zwei andern, die nur noch als zwei kleine Härchen vorhanden sind. Beim Weibchen sind die zwei gut entwickelten Borsten halb so lang und doppelt so breit wie die des Männchens. Sie bilden eine Lamelle, die an ihrem äußeren Rand gefiedert ist. Die ♂ Borsten sind schlank, die größere ist fünfmal länger als die kürzere. Typisch für diese Form ist das Exkretionsorgan. Es ist eine Maxillendrüse, die an ihrem inneren Ende ein pulsatives Coelomsäckchen besitzt, eine Erscheinung, die bis jetzt in diesem Maße noch bei keinem Crustaceen angetroffen worden ist.

Zu den in meiner Arbeit angegebenen Fundorten (16) habe ich noch einen weiteren oberirdischen beizufügen. Es ist dem leider zu früh verstorbenen Forscher E. Kessler gelungen, die Form in Material, das er aus dem Nemisee in Mittelitalien erhalten hatte, zu finden (48).

In meiner ausführlichen Arbeit über *Viguierella* (16) befindet sich eine Ungenauigkeit. Dort steht (S. 531): „Auch ich stellte fest, daß *Viguierella* sehr wenig Feuchtigkeit braucht, um zu leben und sich fortzupflanzen; trocknet das Wasser aber ganz aus, so sterben alle Kruster ab.“ Die Versuche, die seinerzeit gemacht worden waren, wurden, um die Richtigkeit obiger Behauptung zu prüfen, wiederholt und es stellte sich heraus, daß Larven und erwachsene Tiere beim Austrocknen absterben, also keine Cysten bilden können; die Eier jedoch trocknen wohl aus, sterben aber nicht ab, sondern entwickeln sich wieder weiter, wenn sie angefeuchtet werden.

V. Gen. Parastenocaris.

Parastenocaris fontinalis Schnitter et Chappuis (69).

In einem wenige Meter tiefen, gut erhaltenen Sodbrunnen der Umgebung Basels fand Schnitter am 24. September 1914

einen merkwürdigen wurmförmigen Harpacticiden, der sich als sehr nahe mit *Parastenocaris brevipes* KESSLER verwandt erwies. Ein am 9. November ausgeführter zweiter Fang ergab mehrere hundert Exemplare des genannten Krusters in Gesellschaft der gleichfalls nicht gemeinen *Viguierella coeca* MAUPAS.

Aus dem reichen Material ging hervor, daß es sich um eine neue Art der von KESSLER aufgestellten Gattung *Parastenocaris* handelte, die wir *Parastenocaris fontinalis* benannten.

Der als Fundort von *Parastenocaris fontinalis* erwähnte Brunnen wird von einer armdicken Wasserader gespeist, die von dem mit Löß bedeckten und aus glacialen Schottern aufgebauten Bruderholzplateau kommt, und auf den tertiären Letten, die den Untergrund der Anhöhe und des Tales bilden, hervortritt. Infolgedessen erscheint der Brunnen nicht als gewöhnlicher Sod- oder Grundwasserbrunnen, sondern eher als Quellwassersammler. Der Kalkgehalt des Wassers wird infolge des Kalkreichtums der durchflossenen Schichten (Löß, Rheinschotter) ziemlich groß sein.

Der Körper ist langgestreckt, wurmförmig. Nach hinten verschmälert er sich kaum. Seine Länge beträgt ungefähr 0,5 mm, die Segmentzahl ist wie bei den meisten Süßwasserharpacticiden beim Männchen zehn, beim Weibchen neun. Bewehrung und Ornamentik fehlt. Das Kopfsegment ist größer als die folgenden Körpersegmente und endigt nach vorne in ein stumpfes, wohlabgesetztes Rostrum. Die darauffolgenden Körpersegmente sind, das 1. ♀ Abdominalsegment ausgenommen, ungefähr gleich groß. Die Furkaläste sind schlank und weit voneinander inseriert; ihre Länge entspricht ungefähr derjenigen des letzten Abdominalsegments. Terminal tragen sie eine Borste, deren Länge nicht ganz der des Abdomens gleichkommt. Die erste Antenne ist siebengliedrig und stellt beim Männchen ein Greiforgan dar, das vierte und siebente Glied tragen einen wohlentwickelten Sinneskolben. Die zweite Antenne ist beim Weibchen und Männchen gleich gebaut. Sie besteht aus einem zweigliedrigen Hauptast, dessen Endglied fünf apikale Borsten trägt. Der kleine eingliedrige Nebenast inseriert in der Mitte des ersten Gliedes des Hauptastes und trägt eine lange gefiederte Borste.

Der erste und zweite Schwimmfuß ist beim Männchen und Weibchen gleich gebaut. Er besteht beim 1. Beinpaar aus einem dreigliedrigen kürzeren Exopoditen und einem längeren zwei-

gliedrigen Endopoditen. Beim zweiten Beinpaar ist der Exopodit klein und eingliedrig.

Der dritte Schwimmfuß ist beim Männchen kopulatorisch umgebildet, währenddem er beim Weibchen aus einem zweigliedrigen Exopoditen und einem eingliedrigen stabförmigen Endopoditen besteht.

Der vierte Schwimmfuß des Weibchens ist von dem des Männchens nicht erheblich verschieden gebaut. Der dreigliedrige Exopodit ist in beiden Geschlechtern gleich, der Endopodit ist eingliedrig und scheint beim Männchen bei der Kopulation eine Rolle zu spielen.

Der fünfte Fuß stellt in beiden Geschlechtern eine Platte dar. Apikal verschmälert sie sich zu einem dornartigen Zipfel.

Was die Verbreitung dieser Art betrifft, so wurde sie nur unterirdisch von mir beobachtet. Einmal in dem eben erwähnten Brunnen und dann in einer Brunnstube. Der einzige europäische Verwandte unserer Art ist *Parastenocaris brevipes* Kessler (48 a). Die Art wurde nur einmal von Kessler in Sachsen gefunden. Die Tiere, ein Weibchen und ein Männchen, lebten im Moos, das reichlich mit Drosera besetzt war und sich am Fuße einer Moräne befand. Dieser Fundort deutet auf die unterirdische Herkunft von *Parastenocaris brevipes* hin. Nicht so ist es mit den anderen Angehörigen dieser Gattung. In einer Moosprobe aus Surinam wurden von Menzel (56) zwei und nachträglich von mir noch ein *Parastenocaris*-Männchen gefunden, die je einer eigenen Art anzugehören scheinen. Das schlecht konservierte Material, die geringe Zahl von Individuen und der Mangel an Weibchen verhinderten jedoch die Beschreibung der verschiedenen Spezies. Nur eine Art wurde von Menzel unter dem Namen *Parastenocaris staheli* beschrieben. Das Moos, aus welchem diese Individuen stammen, wurde von einem Gewässer berieselt, dessen Temperatur morgens 24 ° C betrug.

B. Syncarida.

Bathynella natans Veyd.

Wie in einer früheren Arbeit berichtet wurde (14, 19), gelang es mir, in einem verlassenen Sodbrunnen im August 1913 diesen interessanten Kruster in großer Zahl wieder zu finden. Die Ver-

mutung Veydovskys, *Bathynella* sei wohl in unterirdischen Gewässern häufiger, als bis jetzt angenommen wurde, hat sich im Laufe meiner Untersuchungen bestätigt. Im November 1915 entdeckte ich das seltene Tier im Sammler einer gefaßten Quelle bei Basel, und im Juni 1916 in einer Wasseransammlung in der Grotte de Ver (Georges de l'Areuse, Kt. Neuenburg).

Im ersten Falle handelt es sich um ein einziges jugendliches Exemplar, dessen Geschlecht eben wegen seiner Jugendlichkeit nicht festgestellt werden konnte. Im zweiten Falle um einige unreife Tiere. Obwohl der Sammler der Quelle gleich nach dem Funde und später noch einige Male untersucht wurde, fand ich keine weiteren Exemplare mehr. Das erbeutete junge Tier war wahrscheinlich ein durch den Quellstrom von dem Wohnort fortgeschwemmtes Exemplar gewesen. Anders waren die Verhältnisse in der Höhle. Dort fand sich in einer kleinen Kammer, die von stark versinterten Wänden umgeben war, eine Wasserlache, die nach Regenperioden zu einem einige m^3 fassenden Tümpel anschwellen konnte. Von dort aus sickert das Wasser durch Spalten und Risse in eine zweite Kammer, wo es breit verteilt durch verschiedene treppenförmig angeordnete Becken fließt. Beim ersten Besuch im Juni 1916 war der Tümpel in der ersten Kammer fast ausgetrocknet. Hier wurden vier Exemplare von *Bathynella* erbeutet. Alle vier waren Männchen, die äußerst hyalin und farblos waren. Sie lebten nur zwei Tage lang in dem Gläschen, in dem ich sie aufbewahrte, währenddem die Cyclopiden und Harpacticiden noch nach acht Tagen lebhaft an den Wänden des Behälters herumkrochen.[1])

Bathynella natans, der meines Wissens kleinste bis jetzt bekannte Malakostrak, mißt im ausgestreckten Zustande, die Antennen und Uropoden nicht eingerechnet, 1 mm; besonders große Exemplare können bis 1,4 mm erreichen. Der langgestreckte Körper besteht aus 15 Segmenten, die sich in folgende Abschnitte inteilen lassen:

---

[1]) Die Identität der in den Basler Sodbrunnen gefundenen Exemplare mit denen aus der Grotte de Vert scheint mir nach neueren Funden nicht genügend erwiesen zu sein. Des spärlichen Materials wegen war es mir leider unmöglich, dieser Frage auf den Grund zu gehen. Herr Delachaux in Neuenburg, der im Besitz reichlicheren Materials ist, wird in nächster Zeit die systematische Stellung der Neuenburger Form untersuchen.

1. Segment: Kopf,
2.— 9. „ Thorax,
10.—15. „ Abdomen.

Der Kopf ist ungefähr gleich lang, wie die folgenden zwei Thoraxsegmente zusammen und trägt als Extremitäten die zwei Antennenpaare, sowie die Mundgliedmaßen, die aus Mandibel, Unterlippe, 1. und 2. Maxille bestehen. An beiden Seiten des Kopfes ist eine Chitinleiste zu bemerken, die, zwischen den Mandibeln und dem 1. Maxillipeden entspringend, sich allmählich gegen den Scheitel hin verliert. Diese Leiste, die bei den Verwandten von *Bathynella* von CALMAN (12) schon entdeckt und „mandibular groove" benannt wurde, dient zur Verankerung der die Mandibel betätigenden Muskel. Es muß ihr jedoch ein großer phylogenetischer Wert beigemessen werden, da sie die Nauplius-Extremitäten von den Postnauplius-Extremitäten trennt. Die Thoraxsegmente sind alle einander ähnlich und ein bischen höher als lang. Ein jedes trägt ein Beinpaar. Von den Abdominalsegmenten tragen das erste und das sechste Extremitäten. Das Telson hat seine Bedeutung als Analsegment verloren; durch Längsspaltung in zwei Teile geteilt, ist es noch als zwei kleine, plattenförmige Anhänge des zum Analsegment gewordenen sechsten Abdominalsegmentes bemerkbar.

Die Extremitäten bestehen aus den Antennen und Mundgliedmaßen, 8 Paar Thorakalbeinen, 1 Paar Pleopoden und 1 Paar Uropoden.

1. Die Extremitäten des Kopfes:

Die erste Antenne besteht aus einem dreigliedrigen Protopoditen, dem ein viergliedriger Endopodit und ein kleiner eingliedriger Endopodit aufgesetzt sind. Die zweite Antenne besitzt einen dreigliedrigen Protopoditen, einen fünfgliedrigen Endopoditen und einen eingliedrigen Exopoditen Die Mandibel setzt sich aus einer kräftigen Kaulade und einem dreigliedrigen Taster zusammen, dessen Endglied zwei klauenförmige Borsten trägt. Die Unterlippe wird durch zwei eiförmige, bewegliche, am freien Ende leicht behaarte Plättchen gebildet. Die erste Maxille stellt sich als eine stark beborstete zweigliedrige Platte dar, die zweite Maxille ist dreigliedrig und trägt an ihrem Ende einen Palpus.

2. Die Extremitäten des Thorax.

Von den 8 Thorakalbeinen sind die sieben ersten einander

ähnlich. Sie bestehen aus einem zweigliedrigen Protopoditen, einem viergliedrigen Endopoditen und einem eingliedrigen blattförmigen Exopoditen. Die Epipodialanhänge sind in der Zweizahl vorhanden. Der eine ist schuppenförmig und befindet sich unter dem zweiten mehr fingerförmigen, der durch eine feine Membran in zwei Teile gespalten ist. Das achte Thorakalbeinpaar weicht im Bau von den vorhergehenden ab, und ist beim Männchen kopulatorisch umgebildet. Beim Weibchen besteht es aus einem zweigliedrigen Protopoditen und einem eingliedrigen Exo- und Endopoditen. Beim weiblichen Beinpaar ist ein Epipodialanhang vorhanden. Beim Männchen hingegen fehlt er. Beim achten ♂ Beinpaar ist das erste Glied des Protopoditen zu einem Zapfen ausgezogen, so daß das zweite Glied auf seine hintere Seite zu liegen kommt. Dieses Glied trägt dann den kleinen rudimentären Exopodit und den Endopodit, die beide eingliedrig sind.

3. Die Gliedmaßen des Pleons.

Das einzige Pleopodenpaar befindet sich am ersten Pleonsegment. Stark rudimentär, stellt es sich als eine zweigliedrige Lamelle dar, die einige Borsten trägt. Die Uropoden sind ungleich stärker entwickelt und entspringen am sechsten Pleonsegment. Sie bestehen aus einem eingliedrigen Protopoditen, dem ein Endo- und ein Exopodit, die beide eingliedrig sind, beigegeben sind.

Der Bau der Verdauungsorgane ist primitiv. Der Darmkanal zieht sich als einfacher Schlauch ohne irgend welche Divertikel durch das ganze Tier hindurch. Es lassen sich deutlich drei Teile unterscheiden, die als Oesophagus, Magen und Darmkanal gedeutet werden können.

Nervensystem und Sinnesorgane.

Von dem großen, fast den ganzen Kopf erfüllenden Gehirnganglion aus gehen zwei paarige Nervenstränge in die Antennen ab. Ein Lobus opticus scheint nicht vorhanden zu sein. Auf die Schlundkommissur folgt die Unterschlundmasse, die die Mundgliedmaßen versorgt. Darauf folgt in jedem Segment ein Ganglienpaar, dessen zwei Komponenten miteinander verschmolzen sind. Im zweiten Pleonsegment beginnt die für *Bathynella* typische Ganglienkonzentration, die durch das Wandern der einzelnen Ganglienpaare den Konnektiven entlang entstanden ist. Die Ursache dieser Konzentration ist

im Fehlen der Pleongliedmaßen zu suchen. Durch die Zusammenziehung bildet sich indessen keine Anschwellung. Die Ganglien rücken sich näher und verschmelzen zu einem stabförmigen Gebilde. Vom letzten Ganglion aus geht jederseits ein Nervenstrang in die Uropoden ab.

Die Sinnesorgane sind nicht zahlreich und beschränken sich auf die Antennen und Mundgliedmaßen. Da Augen und Statocysten fehlen, so handelt es sich nur um Sinnesborsten und -kolben. An der ersten Antenne befinden sich drei hyaline Sinneskolben, die in Struktur und Gestalt an die entsprechenden Organe bei Copepoden und Amphipoden erinnern. Am Ende des Exopoditen der zweiten Antenne inseriert eine lange Borste, die ebenfalls sensitiver Natur ist. Diese Borste ist an ihrem Ende gespalten und jeder der zwei abgehenden Zweige trägt apikal ein Büschel feinster Haare. In ihrer Mitte weist die Borste eine Verdickung auf, die durch eine Nervenzelle verursacht wird.

Blutgefäßsystem.

Das kleine Herz ist dorsal im vierten Thoraxsegment gelegen. Hinten und vorn schließt sich an dasselbe ein Gefäß von gleichem Durchmesser an, das ich Arteria und Vena dorsalis genannt hatte. Die Benennung gründete sich auf die Beobachtung, daß der Blutstrom vom Herzen getrieben durch die Art. dors. gegen den Kopf hin fließt. Von dort aus bewegt es sich, in Lakunen verteilt, auf der Ventralseite an den Epipodialanhängen vorbei gegen den Hinterleib, um durch die Vena dorsalis wieder dem Herzen zuzuströmen. Die Beobachtung wurde durch die Größe der Blutkörperchen ermöglicht, die, gering an Zahl, sich durch ihren Umfang auszeichnen. Das Herz besitzt keine Ostien und pulsiert gegen hundertmal in der Minute.

Exkretionsorgane.

Als Exkretionsorgane sind zu erwähnen:

1. die Maxillendrüse,
2. die Nephrocyten,
3. die Uropodendrüse.

Die Maxillendrüse besteht aus einem Coelomsäckchen, das sich in der zweiten Maxille selbst befindet, einem Nephridialkanal, der von diesem aus bis ins vierte Thorakalsegment reicht und

wieder zurück geht zum pulsativen Apparat, der in der zweiten Maxille nahe dem Coelomsäckchen liegt.

In den pulsativen Apparat, der in dieser Ausbildung bei keinem andern Crustaceen auftritt, mündet die Maxillendrüse aus.

Die Nephrocyten sind sehr zahlreich. Sie liegen im Kopfsegment an der Basis der I. Antennen, und in jedem Körpersegment lateral in halber Höhe.

Die Bedeutung der Uropodendrüse ist noch nicht bekannt. Sie stellt ein großes, aus 6—7 fächerartig zusammengestellten, kolbenförmigen Elementen bestehendes Gebilde dar. Wie der Name es schon andeutet, liegt sie im sechsten Pleonsegment und mündet im Protopodit der Uropoden aus.

Geschlechtsorgane.

Die Geschlechtsorgane sind einfach gebaut. Beim Weibchen bestehen sie aus einem Ovarialschlauch, der, im sechsten Abdominalsegment beginnend, im sechsten Thorakalsegment ausmündet.

Beim Männchen liegen die Testes im 5.—6. Pleonsegment. Von dort aus zieht sich das Vas deferens bis zum achten Thoraxsegment hin, wo es, im rechten Winkel umbiegend, in das umgebildete achte Beinpaar einmündet. Die männliche Geschlechtsöffnung befindet sich am Ende des zu einem Zapfen ausgezogenen ersten Protopoditengliedes.

Entwicklung.

Die Beschreibung eines Entwicklungsstadiums von *Bathynella*, die ich in meiner ausführlichen Arbeit über diese Art gab (19), stützte sich auf Beobachtungen, die an einem nur sehr schlecht erhaltenen Exemplare gemacht worden waren. Später gelang es mir, noch vier andere Larven dieses Krusters zu erbeuten, die drei verschiedenen Altersstufen angehören. Das erste dieser drei Entwicklungsstadien mißt, die Antennen und Uropoden nicht eingerechnet, 0,42 mm. Der Körper besteht aus Kopf, 8 Thorakal- und 6 Pleonsegmenten. Sämtliche Kopfgliedmaßen, sowie vier thorakale und alle abdominalen Gliedmaßen sind, wenn auch nicht in ihrer definitiven Gestalt, vorhanden. Die I. Antennen bestehen aus einem dreigliedrigen Protopoditen, einem eingliedrigen Exopoditen und einem dreigliedrigen Endopoditen. Die II. Antenne besitzt einen dreigliedrigen Protopoditen, einen eingliedrigen

Exopoditen und einen viergliedrigen Endopoditen. Die drei ersten Thorakalbeinpaare sind in ihrer endgültigen Gestalt ausgebildet. Das vierte besitzt jedoch nur einen dreigliedrigen Endopoditen. Die vier folgenden Beinpaare sind nur durch kleine Höcker an der Bauchseite der betreffenden Segmente angedeutet. Die Epipodialanhänge sind nur bei den ersten vier Beinpaaren ausgebildet und in der Einzahl vorhanden. Die Gliedmaßen des Pleons gleichen denjenigen der adulten Tiere.

Das zweite dieser drei Larvenstadien ist, die Antennen und Uropoden nicht eingerechnet, 0,6 mm lang. Die ersten Antennen besitzen einen dreigliedrigen Protopoditen, dem ein eingliedriger Exopodit und ein nur dreigliedriger Endopodit aufgesetzt ist. Durch Teilung des ersten Endopoditengliedes wird im nächsten Stadium die endgültige Gestalt der ersten Antenne erreicht. Die zweite Antenne besitzt ebenfalls einen dreigliedrigen Endopoditen, währenddem der Proto- und Exopodit schon völlig ausgebildet sind.

Die Mundgliedmaßen, sowie das 1.—3. Beinpaar sind, von der Beborstung abgesehen, denen der erwachsenen Individuen gleich. Das vierte Beinpaar hingegen ist noch nicht ganz ausgebildet, indem der Exopodit noch dreigliedrig ist. Durch Teilung des zweiten Gliedes entsteht der normale viergliedrige Exopodit.

Das fünfte Beinpaar ist noch rudimentär und gleicht demjenigen des achten ♀. Auf den kurzen zweigliedrigen Protopoditen folgen die zwei eingliedrigen Exo- und Endopoditen. Das sechste bis achte Fußpaar sind noch nicht ausgebildet, sondern bloß als kleine Höcker an der Bauchseite der betreffenden Segmente angedeutet. Die Epipodialanhänge sind nur in der Einzahl beim ersten bis fünften Beinpaare vorhanden, und zeigen die auch bei den Erwachsenen vorkommende Zweiteilung. Die Extremitäten des Pleons gleichen in ihrer Ausbildung völlig denjenigen der erwachsenen Tiere.

Die zwei anderen Larvenstadien gleichen sich hinsichtlich der Ausbildung der Extremitäten, und müssen daher als auf der gleichen Altersstufe stehend betrachtet werden. Ihre Länge mit Ausschluß der Antennen und Uropoden beträgt 0,8 mm. Die ersten und zweiten Antennen, sowie die ersten vier Beinpaare sind völlig ausgebildet. Das fünfte Beinpaar zeigt analog dem vierten des vorhergehenden Stadiums einen nur dreigliedrigen

Exopoditen, währenddem das sechste, noch rudimentär, je einen eingliedrigen Exo- und Endopoditen besitzt.

Das siebente und achte Beinpaar ist noch nicht ausgebildet. Die Epipodialanhänge sind am ersten bis fünften Beinpaar in der Zweizahl vorhanden, am sechsten Beinpaar hingegen nur in der Einzahl. Die übrigen Extremitäten treten schon in ihrer endgültigen Gestalt auf.

Die Entwicklung von *Bathynella* scheint eine direkte zu sein. Von ihren Verwandten sind Entwicklungsstadien nur bei *Anaspides* und *Koonunga* beobachtet worden. Bei der ersteren Art unterschieden sich die Jugendstadien nur in der Größe von den adulten Tieren. Bei *Koonunga* besaß die einzige gefundene Larve schon alle ihre Thorakalfüße, währenddem die Pleopoden nur angedeutet waren. Das Telson und die Uropoden hatten schon ihre endgültige Gestalt. Der wichtige Unterschied zwischen dem Entwicklungsgange bei *Koonunga* und bei *Bathynella* liegt in dem Zeitpunkt der Anlage der Beinpaare. Währenddem bei *Koonunga*, wie auch bei allen sich ähnlich entwickelnden Crustaceen zuerst die Thorakalfüße und dann die Pleopoden angelegt werden, besitzt *Bathynella* ihren einzigen Pleopoden schon vor oder während der Ausbildung der Thorakalgliedmaßen.

Systematik.

In meiner Abhandlung über diesen interessanten Kruster (19) versuchte ich die Syncaridae (Anomostraken) natürlich zu gruppieren, und teilte sie zu diesem Zwecke in zwei Unterordnungen: die *Anaspidacea* und die *Bathynellacea*. Das Unterscheidungsmerkmal dieser zwei Unterordnungen bestand im Besitz von 8 *(Bathynellacea)* oder von nur 7 freien Thorakalsegmenten *(Anaspidacea)*.

Jede Systematik ist im besten Falle ein approximatives Bild unserer Auffassung der Phylogenie der Gruppe, mit der wir uns beschäftigen. Es ist besonders schwierig, fossile und rezente Formen nebeneinander gereiht, in einer Gruppe zu vereinigen. Diese Schwierigkeit tritt schon bei den gut bekannten Säugetieren auf und ist noch viel größer, wenn die fossilen Formen so schlecht erhalten sind, wie dies gewöhnlich bei den Arthropoden der Fall ist.

Ich wählte aus eben diesem Grunde die Zahl der Segmente

als Basis für die Scheidung der Unterordnungen, da dies eines der wenigen Merkmale ist, das auch bei ziemlich schlecht erhaltenen Abdrücken fossiler Krebse noch zu sehen ist. 1916 versuchte VANHÖFFEN (77) in einer Sammelarbeit über die Anomostraken die Angehörigen der Ordnung nach neuen Gesichtspunkten zu gruppieren. Er unterscheidet auch zwei Unterordnungen, die er *Simplicipoda* und *Duplicipoda* benennt.

Zu den Simplicipoden stellte er diejenigen Formen, die einästige Thorakalgliedmaßen besitzen, zu den Duplicipoda diejenigen mit Spaltfüßen. Für diese Neueinteilung gibt VANHÖFFEN folgenden Grund an: „Mir scheint die Zählung der Thorakalsegmente nicht sicher genug, um darauf die Gliederung der Ordnung aufzubauen. Für charakteristischer halte ich die Gestalt der Beine, den Bau der Augen, die ja auch sonst bei Crustaceen hohe systematische Bedeutung haben, die Körperform und die Ausbildung des letzten Abdominalsegments." Es wäre demnach zu erwarten gewesen, daß wenigstens die lebenden Vertreter, nach dem Bau der Augen, der Körperform und des Telsons geordnet würden, da an diesen Formen alle Details genau studiert werden können.

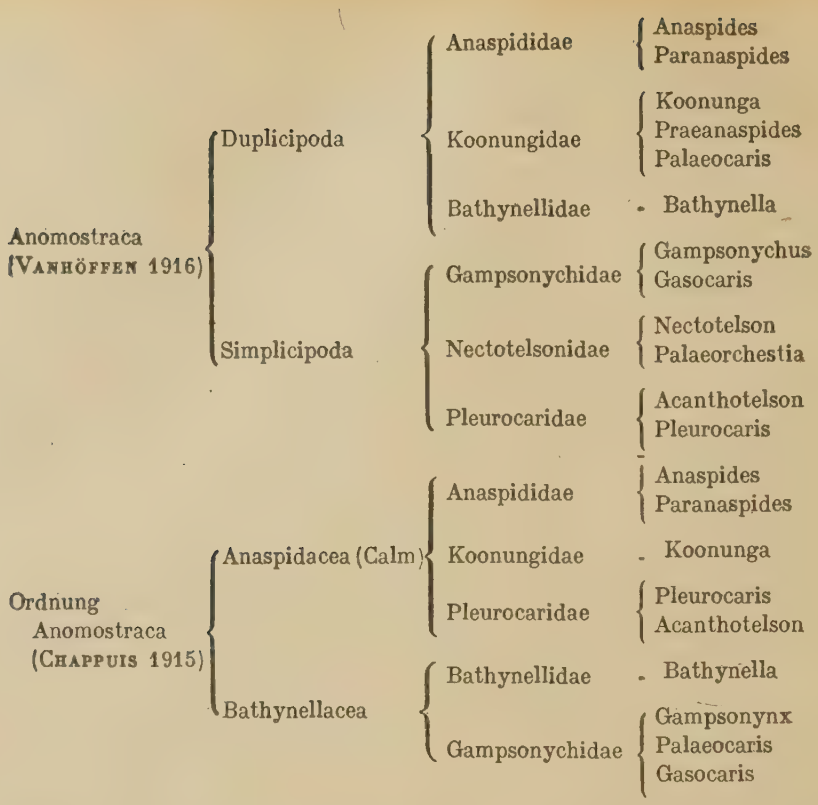
Als Hauptmerkmal benützte aber VANHÖFFEN nur die Gestalt der Beine, so daß wir in jeder der Unterordnungen die verschiedensten Arten von Augen, Körperformen und Telson vereinigt sehen. Es kommen z. B. nach VANHÖFFENS Einteilung die *Anaspididae* und die *Bathynellidae* in die Unterordnungen der *Duplicipoda*, weil sie beide Spaltbeine besitzen. Diese zwei Familien unterscheiden sich aber in allen anderen wichtigen Merkmalen stark voneinander. Die *Anaspididae* haben nur 7 Thorakalsegmente, Stielaugen und ein wohlausgebildetes Telson, währenddem die *Bathynellidae* 8 Thorakalsegmente, keine Augen und ein rudimentäres Telson besitzen, die *Koonungidae* nehmen eine Mittelstellung ein. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei der andern Unterordnung, den *Simplicipoda*. Da der Besitz von Spaltbeinen oder einfachen Gehbeinen viel mehr von der Lebensweise der Tiere abhängt, als die Zahl der Thorakalsegmente, scheint mir das letztere das beständigere Merkmal zu sein; abgesehen davon, daß die Exopoditen einiger simplicipod erscheinenden Tiere stark reduziert sein könnten, und daher auf einem Abdruck fast nicht sichtbar wären. Solche Reduktionserscheinungen kommen bei *Anisopoden* vor. Bei *Apseudes* z. B. ist der Exopodit klein und

rudimentär, aber doch vorhanden, währenddem er bei den verwandten Formen bereits fehlt. Ähnliche Verhältnisse könnten beim fossilen Syncarid *Acanthotelson* vorliegen, denn seine vorderen Gehbeine ähneln denen von *Apseudes* stark und legen eine solche Vermutung nahe. Vanhöffen war sich der Unsicherheit, die seiner Systematik anhaftete, bewußt, denn er bemerkt selbst, daß die systematische Gruppierung der verschiedenen Gattungen Schwierigkeiten macht, besonders weil die Deutung der fossilen Formen, trotz guter Erhaltung, wegen der geringen Größe manchmal nicht ganz sicher ist, und die Untersuchung der völlig plattgedrückten oder nur im Abdruck erhaltenen Tiere schwierig ist, da leicht bei den 14 Beinen Überlagerungen das Vorkommen von Spaltfüßen vortäuschen, anderseits die zarten Außenäste zerstört sein können.

Vanhöffen behauptet, daß, auch wenn man das Vorhandensein oder Fehlen von Spaltfüßen als Basis für die Unterordnungen annimmt, das von mir vorgeschlagene System keine wesentliche Änderung erfährt, „was für die Berechtigung desselben spricht". Die Änderungen sind aber m. E. recht wesentlich, besonders was die lebenden Formen betrifft, denen in ihrer Eigenschaft als rezente Formen größerer systematischer Wert beigemessen werden sollte als den fossilen. In der auf Seite 56 folgenden Tabelle soll der Vorschlag Vanhöffens dem meinigen der größeren Übersicht halber gegenübergestellt werden:

Im Jahre 1917 veröffentlichte der hochverdiente Crustaceenforscher Calman (12) eine Beschreibung von *Bathynella*, die, gestützt auf Beobachtungen an wenigen, von mir ihm zugesandten Exemplaren, einige Ungenauigkeiten meiner Arbeit richtigstellt. In der vorliegenden Arbeit wurden seine Berichtigungen ohne besondere Erwähnung angebracht.

Anschließend an diese Beschreibung berührte auch Calman die systematische Frage und bemerkt dazu: „I am still of opinion, for the reasons given above, that the freedom of the first thoracic somite is the most weighty morphological distinction between *Bathynella* and the other living *Syncarida*, and that it constitutes an important link between that genus and the fossil *Uronectes* and *Palaeocaris;* but so long as this evidence of affinity remains unsupported by other characters I am doubtful as to the diserability of establishing a new sub-order for these three genera. It seems



better to be content with a division of the *Syncarida* (or *Anaspidacea*) directly into families, following in this the example of Geoffrey Smith, ... With some changes in nomenclature recently made by Cockerell, the classification now stands as follows:

Division *Syncarida*, Packard, 1885.
Order *Anaspidacea*, Calman, 1904.
Family *Anaspididae* (*Anaspidae*, Thomson, 1893).
Genera *Anaspides*, Thomson: *Paranaspides*. G. Smith.
Family *Koonungidae*, Sayce, 1907.
Genus *Koonunga*, Sayce.
Family *Acanthotelsonidae*, Cockerell, 1916.
(= *Pleurocaridae*, Chappuis, 1915).
Genera *Acanthotelson*, Meek and Worthen; *Pleurocaris*, Calman.
Family *Bathynellidae*, Grobben, 1904.
Genus *Bathynella*, Vejdovsky.

Family *Uronectidae*, Cockerell, 1916.
(=*Gampsonychidae*, Packard, 1885).
Genera *Uronectes*, Bronn (= *Gampsonyx*, Jordan nec Vigors = *Gampsonychus*, Burmeister); *Palaeocaris*, Meek and Worthen (= *Praeanaspides*, H. Woodward)."

C. Amphipoda.

Niphargus puteanus C. L. Koch.

Noch selten hat eine Art zu so viel Auseinandersetzungen über Art- und Gattungsberechtigung Anlaß gegeben wie *Niphargus puteanus*. Stebbing (73) allein führt etwa 20 europäische „Niphargusarten" auf. Versucht man aber nach der Bestimmungstabelle, die er in seiner Gammaridenmonographie gibt, erbeutetes Material zu bestimmen, so wird man stets bemerken, daß die gefundenen Exemplare nie genau zu einer der Stebbingschen Diagnosen passen wollen.

Bornhauser (2), der eine große Zahl von Exemplaren von *Niphargus* von 1,9—2,3 cm Länge untersuchte und dem aus mehreren Quellen lückenlose Reihen von Altersstufen zur Verfügung standen, versuchte auf statistischem Wege an ca. 220 Exemplaren die Variabilität der Artmerkmale der verschiedenen Niphargiden zu bestimmen.

Das Resultat dieser Untersuchungen faßt er in folgenden Sätzen zusammen: „Als wichtiges Resultat ergab sich somit, daß die sogenannte „Vielheit der Niphargusarten" auf einer ungemein starken Variabilität nach Alter und Geschlecht, weniger aber nach Gegenden beruht. Das Tier würde sich jedenfalls als geeignetes Objekt zu Variabilitätsstudien erweisen. Da aber die Veränderlichkeit keiner durchgreifenden Gesetzmäßigkeit unterliegt, dürfte auch an Mutationen im de Vriesschen Sinne zu denken sein. Dem Prioritätsgesetze zufolge wird also dem blinden Höhlenkrebse die Bezeichnung *Niphargus* (ev. *Gammarus*) *puteanus* C. L. Koch beizulegen sein.

Brehm (4), der die ostalpinen Niphargiden untersuchte, kommt, ohne ihn jedoch auszusprechen, zu einem ähnlichen Schlusse.

Die von mir erbeuteten Niphargusexemplare waren stets nur

in geringer Anzahl vorhanden; und der Vergleich zwischen Individuen, die aus benachbarten Brunnen stammten, bestärkte mich in der Ansicht Bobnhausers.

D. Isopoda.

In Gesellschaft von *Niphargus*, der in 17 Brunnstuben, 18 Sodbrunnen und 4 Höhlen gefunden wurde, fand sich in 4 Brunnstuben, 13 Sodbrunnen und 1 Höhle:

Asellus cavaticus Schiödte.

Auch über diese Art ist schon viel geschrieben worden, und ich verweise, da nichts Neues beizufügen ist, auf die früheren Arbeiten (58, 64).

Arachnoidea.

Hydrachnida.

Soldanellonyx chappuisi Walter (81).

Dieser bis jetzt einzige bekannte unterirdische Vertreter der *Hydrachnida* wurde von mir in drei Brunnstuben und einer Höhle gefunden. Außerdem trat er auch noch im Neuenburgersee vor Neuenburg in einer Tiere von 60 m und im Ritomsee (Gotthard, 1829 m ü. d. M.) auf. Die Exemplare aller Fundorte sind vollständig blind, währenddem ein zweiter Vertreter dieser Gattung, der im Neuenburgersee auftretende *S. parviscutatus* Walter Augen besitzt.

Mollusca.

Lartetia spec.

Von dieser in zahlreiche Arten aufgeteilten Gattung wurden an den verschiedenen Fundorten nur wenige (1—4) Exemplare gefunden, die jedoch stets lebendig waren. Angesichts des geringen Materials, das daher zur Verfügung stand, wurde vorläufig von einer näheren Bestimmung Abstand genommen. Es soll hier nur etwas über die Verbreitung dieser Gattung gesagt werden. Schon Bornhauser (2) bemerkte, daß diese Höhlenschnecke auch außerhalb der geschlossenen Kalkformationen vorkommt; so fand er sie in der Niederterrasse bei Neuweg, im Birstal und im Sundgau an Stellen hart am Horizonte, wo die Kalkformation in die Tiefe

geht. Besonders die Quelle am Abhang Leimen—Liebenzweiler, links des Birsigs, wo lebende Exemplare erbeutet wurden, erregte seine Aufmerksamkeit. Er bemerkt hierzu: „Ich kann mir die Anwesenheit von Lartetien an diesem Orte nur durch die Annahme erklären, daß sich daselbst ein kleines, unter einer wenig mächtigen Löß- oder Tertialschicht verborgenes Jurafenster befindet; jedenfalls entstammt das Wasser der Quellen der Kalkformation, wie die mitunter sehr starke Inkrustierung der Gehäuse zeigt.“ Meine Beobachtungen ergaben nun, daß der Prozentsatz der Quellen, die Kalkgebieten entstammen, seltener Lartetien führt als solche Quellen, die, wie die ebenbeschriebene von Leimen—Liebenzweiler, auf der Grenze zwischen dem mit Löß bedeckten Deckenschotter und der tertiären Unterlage austreten. Von diesen letzteren enthielten sa. 90 % Lartetien, währenddem nur etwa 10—15 % der Brunnstuben aus dem Grellinger Wassergebiet im Jura Lartetien enthielten. Der Molluske bewohnt etwa 10 % der Sodbrunnen, ein Zeichen dafür, daß auch das Grundwasser diese bis anhin hauptsächlich aus Spaltengewässern bekannte Gattung beherbergt.

Sein Auftreten in den Rheokrenen der Niederterrasse bei Neuweg bietet also nichts Außerordentliches mehr.

Einfluss des unterirdischen Lebens auf die Organismen.

A. Morphologischer Einfluss.

I. Auge.

Die Tatsache, daß einerseits manche Höhlentiere gar nicht blind und anderseits manche blinde Formen keine Höhlentiere sind, führte einige Forscher zur Ansicht, daß die Blindheit der Höhlentiere nicht infolge der unterirdischen Lebensweise eingetreten sei. Viel eher glauben sie, daß die blinden Arten schon augenlos in die subterranen Gewässer eingewandert seien, und sich dort, da der Lichtmangel ihrem Fortkommen nicht hinderlich war, fortgepflanzt haben (54). Es liegt momentan noch nicht im Bereiche der Möglichkeit, in allen Fällen zu entscheiden, ob die Blindheit eines Höhlen- oder Grundwasserbewohners die Ursache oder die Folge seiner unterirdischen Lebensweise ist. Unsere Kenntnis der Anatomie der lichtempfindlichen Organe der Höhlen-

tiere ist dazu noch nicht genügend, und wird ungenügend bleiben, solange die Blindheit einer augenlosen Art nur nach den äußerlich sichtbaren Merkmalen, z. B. dem Fehlen des Augenpigmentes, festgestellt wird.

Bei meinen Untersuchungen traf ich im Grund- und Quellwasser, wie auch in Höhlen viel blinde Tierformen an, die zweifellos ihr Auge erst durch den Aufenthalt an dunkeln Orten eingebüßt hatten, da Rudimente des Auges noch vorhanden waren und ihre oberirdischen Verwandten Augen besitzen.

Ob die andern Arten jedoch, die vollständig blind sind und auch nicht die Spur eines lichtempfindlichen Organes aufwiesen, jemals schon sehend gewesen sind, läßt sich, da diese Formen wahrscheinlich schon seit langer Zeit die Spaltengewässer der Erdrinde bewohnen und nahe oberirdische Verwandte fehlen, nicht feststellen. Zu dieser Kategorie gehören: *Bathynella natans, Parastenocaris fontinalis* und *Viguierella coeca.*

Betrachten wir die Formen, die noch Augenrudimente besitzen, und deren nächste oberirdische Verwandte sehend sind, so müssen wir von vornherein annehmen, daß die Einwanderung dieser Organismen in das subterrane Gebiet zu verschiedenen Zeiten stattgefunden hat; sodann haben wir die speziellen, auf verschiedener Stufe sich befindlichen Augenanlagen dieser Organismen zu berücksichtigen. Währenddem die Augen bei Wirbeltieren (oder bei höheren Krebsen) hoch differenziert und für den Daseinskampf fast unentbehrlich sind, besitzt das Medianauge der Copepoden m. E. nur geringe Bedeutung für die Lebensführung. Je mehr aber ein Auge für eine beliebige Art bedeutet, je vollkommener es organisiert ist, desto größer ist auch der Widerstand, der einer Umbildung desselben entgegengesetzt wird. So kann ein vollständig blinder Copepode in Höhlengewässern ein viel jüngeres Element darstellen, als ein Lurch mit kaum wahrnehmbarer Augenreduktion. Bei niederen Crustaceen und speziell bei Copepoden ist das Auge nur wenig hoch differenziert und es wird daher Verkümmerung oder gänzlicher Verlust desselben eher eintreten können. Da die bei meinen Untersuchungen gefundenen Crustaceenarten meistens der Unterklasse der Entomostraken angehören, so ist deshalb einem Einfluß des Lichtmangels, der sich in Blindheit ausdrückt, kein allzu großer phylogenetischer Wert beizumessen.

Aber nicht nur innerhalb der ganzen biologischen Gemeinschaft der subterran lebenden Tierformen ist ein Unterschied in der Wirkung des Lichtmangels festzustellen, sondern auch innerhalb der systematischen Gruppen, den Familien, beeinflußt der Lichtmangel die Augen verschieden. Es gibt in jeder Tiergruppe Arten, die mehr konservativen Charakter besitzen und solche, die leichter zu Verkümmerung und Variation hinneigen. In Dunkelheit versetzt, lassen sich die ersteren durch die neuen Lebensbedingungen langsamer umformen als die letzteren, die unstabiler, eine größere Anpassungsfähigkeit besitzen. Ein Beispiel möge dies erläutern:

E. Graeter (38) fand bei seinen Höhlenuntersuchungen sechs neue Copepodenarten.

Es sind dies:

Moraria varica.
Cyclops unisetiger.
„ *crinitus.*
„ *teras.*
„ *macrurus var. subterranea.*
„ *zschokkei* (= *C. nanus* Sars. Siehe Seite 32).

Von den genannten Arten sind *Moraria varica, Cyclops unisetiger* und *Cyclops crinitus* mit Augen versehen. *C. teras, C. macrurus var. subterranea* und *C. nanus (zschokkei)* aber sind nach Graeters Angaben augenlos. Wie aber aus meinen späteren Untersuchungen hervorging, erhalten alle drei obgenannten blinden Arten, am Lichte gehalten, ihr Auge wieder zurück, und zwar im gleichen Umfange, wie ihre oberirdischen Verwandten.

Die Blindheit der genannten Cyclopiden beruht nicht auf völligem Verschwinden der Augen, sondern nur auf Resorption des Augenpigmentes. Die becherförmigen, lichtbrechenden Zellen der Augenanlage bestehen noch. Aus diesem Grunde ist es erklärlich, daß das rudimentäre lichtempfindliche Organ oberirdisch so schnell wieder in Funktion treten kann. Betrachten wir die Verwandtschaftsverhältnisse, so sehen wir, daß diese drei Arten enge Beziehungen zu oberirdischen Formen, eurythermen Kosmopoliten, besitzen.

Cyclops teras ist eine Abart von *Cyclops serrulatus,* einem Kosmopoliten, der in den verschiedensten Breiten lebt und mannigfache Variationen bildet.

Cyclops macrurus var. subterranea ist bloß eine Varietät von *C. macrurus*: dieser selbst nur eine stark spezialisierte kosmopolitische Form von *C. serrulatus*. Die letzte der drei blinden Arten, *Cyclops nanus (zschokkei)*, ist die Übergangsform von *C. languidus* zu *C. diaphanus*, und deshalb selbst sehr veränderlich, da sie bis jetzt in Norwegen, England, Mitteleuropa und Syrien gefunden wurde.

Diese drei Formen sind also Abarten von Kosmopoliten, die sich schon an der Erdoberfläche den verschiedensten Bedingungen angepaßt haben. Es ist daher nicht erstaunlich, wenn sie, in unterirdische Räume versetzt, ihr Auge verhältnismäßig schnell einbüßen, um es ebenso rasch wieder zu erhalten, wenn sie ans Tageslicht gelangen.

Zu Graeters drei mit Augen versehenen Copepoden habe ich noch eine vierte Form hinzuzufügen: *Cyclops sensitivus*.

Moraria varica kann nicht als subterraner Typus betrachtet werden, fand man sie doch in hohlen Bäumen, welcher Wohnort, im Gegensatze zu dem von *Cyclops unisetiger*, der in Spaltengewässern vorkommt, eher als ursprünglicher angesehen werden muß.

Cyclops crinitus ist eine echte Höhlenform, die als Reduktionsstufe von *C. viridis* angesehen werden kann. Es ist dies die einzige mit Augen versehene unterirdische Cyclopsart, deren Verwandtschaftsbeziehungen mit einer oberirdischen Art festgestellt werden kann. Die zwei anderen augentragenden Spezies, *Cyclops unisetiger* und *C. sensitivus*, sind zweifelsohne selbständige Formen.

Die drei genannten Cyclopiden, *C. sensitivus*, *C. unisetiger*, *C. crinitus* sind stenotherme Arten, oder deren Abkömmlinge und dem Anschein nach sehr konservativ, denn sie haben, trotzdem sie schon lange die unterirdischen Gewässer bewohnen, ihre Augen beibehalten. Als weiteres Beispiel für die Ansicht, daß Cyclopiden, die selbst oder deren Verwandte eurytherme Kosmopoliten sind, ihr Augenpigment rascher verlieren, als ihre stenothermen nördlichen Gattungsgenossen, mag *C. fimbriatus* angeführt werden, den ich öfters unterirdisch, mit sehr geringer Augenpigmentierung antraf.

Außer den eben erwähnten blinden Formen, die, am Lichte gehalten, das durch Nichtgebrauch verlorene Augenpigment sofort wieder bilden, gibt es Formen, die erst nach einer oder mehreren Generationen das Sehorgan in seiner ursprünglichen

Gestalt zurückerhalten. Als einzige Art, die sich in diese Kategorie einreihen läßt, kann ich *Canthocamptus schmeili* Mrazek nennen.

Dieser Harpacticide, ein Bewohner alpiner Gewässer und der Seetiefen, besitzt ein kleines, kreisrundes, dunkelrotes Auge, das bei den alpinen Exemplaren noch gut sichtbar ist. Bei denjenigen Formen, die in 70—100 m Tiefe der Seen gefunden werden, ist es in Rückbildung begriffen. Die Augen des in Höhlen und Brunnstuben gefundenen *Canthoc. schmeili* endlich sind verschwunden und Exemplare vom Hölloch, in kleinen Aquarien gezüchtet, erhielten erst 5—6 Monate, nachdem sie gefangen und ans Licht gebracht worden waren, ihr Auge im vollen Umfange wieder zurück.

Dem Auge der Copepoden physiologisch ungefähr gleichwertig ist das Auge der Ostracoden. Auch dieses verschwindet ziemlich rasch unter dem Einfluß der Dunkelheit der unterirdischen Gewässer.

Bei *Candona (Cypris) eremita* Veyd. machte Veydovsky (78) folgende Beobachtung: „Bei den entwickelten Tieren habe ich nämlich weder Augen noch Pigmentflecke sicherstellen können, welche letzteren bei den Jungen nur als Anhäufung eines gräulichen Pigmentes oberhalb des Gehirnganglions erscheinen (Tafel VII, Figur 2). Es ist dies wohl ein rudimentäres Auge, welches später vollständig verschwindet."

Bei dieser subterranen Ostracodenart, welche als die einzige vollständig unterirdisch wohnende betrachtet werden kann, ist die Anlage des Auges also noch bei jugendlichen Tieren vorhanden, Es scheint zweifellos, analog anderen Ostracoden, daß es auch bei den Erwachsenen bestehen bleibt, wenn diese der Dunkelheit entzogen und dem Einflusse des Lichtes ausgesetzt werden. Sind bei den meisten unterirdischen Entomostraken die Augen noch vorhanden, und zwar in gebrauchsfertigem Zustande, so finden sich bei den Malakostraken andere Verhältnisse vor.

Das Auge der Malakostraken muß von vornherein morphologisch und physiologisch höher bewertet werden als dasjenige der Entomostraken, da bei den ersteren das Auge eine größere biologische Rolle spielt. Sehorgane von so niederem Entwicklungsgrade, wie sie bei Copepoden und Ostracoden vorkommen, können leichter und ohne Beeinträchtigung der Nahrungsaufnahme und

der Fortpflanzung entbehrt werden als die Komplexaugen der Malakostraken.

Seltsamerweise sind die bei meinen Untersuchungen angetroffenen Vertreter dieser Unterklasse vollständig blind, trotzdem ihre Verwandtschaft mit in Oberflächengewässern auftretenden Formen, mit Ausnahme von *Bathynella*, leicht nachgewiesen werden kann. Als zweifellos unterirdisch blind gewordene Arten können *Asellus cavaticus* und *Niphargus puteanus* gelten. Schon bei *Asellus aquaticus* treffen wir das Auge auf einer niederen Entwicklungsstufe an. Es besteht aus sehr wenigen (3—5) kugeligen Chitinlinsen. Es ist daher nicht erstaunlich, daß dieses Organ der Degeneration infolge Nichtgebrauch verhältnismäßig schnell verfällt, denn die geringen morphologischen Unterschiede zwischen den zwei Vertretern der Gattung *Asellus, A. aquaticus* und *A. cavaticus* lassen auf ein rezentes Einwanderungsdatum dieser letzteren Art in das unterirdische Gebiet schließen.

Ein jeder Autor, der *Asellus cavaticus*, oder dessen Varietät der Seetiefe gefunden hat, stellte die absolute Blindheit dieser Art fest, mit Ausnahme von Blanc (1 a), der 1880 im Genfersee zwei Exemplare von *Asellus cavaticus var. forelii* mit geringem Augenpigment beobachtete.

Wenn sich die Beobachtungen der verschiedenen Autoren bezüglich der Blindheit von *Asellus cavaticus* decken, so kann das gleiche nicht von *Niphargus* gesagt werden. In dem systematischen Kapitel habe ich meine Gründe dargelegt, warum ich gegen eine Spaltung der Gattung in zahlreiche Arten bin, und alle Arten mit dem Sammelnamen *Niphargus puteanus* bezeichne. Nicht nur hinsichtlich der allgemeinen Körpermorphologie, sondern auch hinsichtlich der Augenausbildung widersprechen sich die Autoren. Stebbing (73) z. B. behauptet, daß *N. puteanus* sehend ist, währenddem zu gleicher Zeit Veydovsky (79) den gleichen *N. puteanus* als augenlos und ohne Sehnerven bezeichnet.

In seiner trefflich durchgeführten Arbeit über die Augenrudimente von *Niphargus* und einiger verwandten Arten, stellte Veydovsky (79) fest, daß es Nipharguskolonien gibt, deren Glieder noch äußerlich erkennbare Augenrudimente besitzen, solche, die nur noch mit optischen Ganglien versehen sind und solche, die überhaupt keine Sehnerven mehr aufweisen. Der Reduktionsprozeß des Auges geschieht gesetzmäßig von der Peri-

pherie gegen das Zentrum des Organs hin. Zuerst tritt eine große Variabilität aller Augenteile ein, darauf verschwindet das Pigment und die lichtbrechenden Teile, und zuletzt auch die nervösen Elemente. „Dieser Weg ist nur verständlich, wenn man dem Nichtgebrauch eine erbliche und rückbildende Wirkung zuschreibt, denn dann müssen die eigentlichen aktiven Elemente (Kristallkegel und Pigmentzellen) zuerst betroffen werden." (Plate 1906.) Am Lichte lebend erhält *Niphargus* seine Augen nicht wieder zurück, wie dies an Exemplaren, die Quellen bewohnen, leicht beobachtet werden kann.

Zu den eben erwähnten Formen, bei denen das Auge, wenn auch nur rudimentär, so doch nachgewiesen werden kann, habe ich noch andere Formen hinzuzufügen, bei denen keine Spur eines lichtempfindlichen Organs zu bemerken ist.

Es sind dies *Bathynella natans*, *Parastenocaris fontinalis* und *Viguierella coeca*.

Ist bei den früher angeführten Arten kein Zweifel möglich, daß diese Formen ihr Auge infolge des Aufenthaltes in subterranen Gewässern eingebüßt haben, so könnte man hinsichtlich der drei letzteren verschiedener Meinung sein. *Bathynella natans* ist wahrscheinlich ein uraltes Element unserer Fauna. Die Einwanderungszeit liegt so weit zurück, daß eventuelle Rudimente eines lichtempfindlichen Organes Zeit hatten, vollständig zu verschwinden. Zudem ist *Bathynella* eine sogenannte archäische Form, d. h. ihre nächsten Verwandten sind ausgestorben und nur die einförmigen, unmerklich wechselnden biologischen Bedingungen der subterranen Gewässer ermöglichten es unserer Art, sich zu erhalten. Ob *Bathynella* jemals sehend war, kann nicht mit Sicherheit festgestellt werden, doch möchte ich dies annehmen, da, wie wir gesehen haben, die Dunkelheit reduzierend auf die lichtempfindlichen Sinnesorgane wirkt.

Die zwei anderen Arten *Parastenocaris fontinalis* und *Viguierella coeca* treten ober- und unterirdisch auf. *Parastenocaris* in der Schweiz, Deutschland und Surinam, *Viguierella* in Algier, Surinam, Italien, Deutschland, England und der Schweiz. Unterirdisch, wurden diese Arten nur von mir beobachtet, und zwar *Parastenocaris* an zwei, *Viguierella* an fünf Örtlichkeiten. Beide Arten gehören zur Familie der *Harpacticiden* und bewohnen oberirdisch feuchte Orte und Moospolster. Der Gedanke liegt nahe,

eine gewisse Analogie zwischen der Augenlosigkeit von *Viguierella* und derjenigen von *Epactophanes* zu sehen.

Epactophanes ist in der Tat kein Dunkeltier und ist trotzdem augenlos. Er bewohnt vorzugsweise Moospolster. Nur einmal traf ich ihn in Höhlengewässern an (Grotte de Vert).

Er zeigt auch in der Lebensweise große Ähnlichkeit mit *Viguierella*, und zudem sind diese zwei Arten, wie ich in meiner letzten Arbeit: „Über die Metamorphose der Harpacticiden" (17) gezeigt habe, zu den andern Arten der Familie, deren Metamorphose wir kennen, in Gegensatz zu stellen, da sie noch sechs Entwicklungsstadien besitzen, währenddem die anderen die Zahl der Naupliusstadien auf fünf reduziert haben.

Welchen Faktoren die Blindheit von *Epactophanes* zuzuschreiben ist, oder ob diese Art überhaupt nie sehend war, ist unbekannt. Doch scheint auch das Leben in Moospolstern reduzierend auf die Augen einzuwirken. Dies kann am besten bei *Canthocamptus thyphlops* beobachtet werden, der teils blind, teils sehend aus Moospolstern bekannt ist.

Angesichts der noch unvollkommenen Kenntnis der unterirdischen Verbreitung von *Parastenocaris* und *Viguierella*, wage ich nicht bestimmte Schlüsse über die Ursache ihrer Blindheit zu ziehen. Aus dem gleichen Grunde muß die Frage, ob sie blind in unterirdische Gewässer eindrangen, oder ob die Blindheit erst infolge der subterranen Lebensweise eintrat, unerörtert bleiben.

Stellen wir nun die Resultate obiger Ausführungen zusammen, so sehen wir, daß in den meisten Fällen die Blindheit infolge des unterirdischen Lebens eingetreten ist. Je nach dem Ausbildungsgrade des Auges und der Zeit der Einwanderung in die subterranen Gewässer ist der Grad der Augenreduktion verschieden. Die sogenannten blinden Cyclopiden *C. teras*, *C. macrurus var. subterranea* und *C. nanus* sind nicht blind im eigentlichen Sinne des Wortes, sondern entbehren nur des Augenpigmentes, währenddem das Auge selbst immer noch vorhanden ist. Einzig *Viguierella coeca* und *Parastenocaris fontinalis* sind wirklich blinde Copepodenarten. Die drei von mir in unterirdischen Gewässern gefundenen Malakostrakenarten: *Bathynella natans*, *Asellus cavaticus* und *Niphargus puteanus* sind alle drei blind. Bei *Bathynella* und *Asellus* ist das Auge ganz verschwunden, währenddem bei *Ni-*

phargus die ganze Stufenleiter der fortschreitenden Augenreduktion zu beobachten ist.

II. Andere Sinnesorgane.

Wie Viré (79 a) in seinen Untersuchungen an *Gammarus fluviatilis* und *Asellus* festgestellt hat, tritt, wenn diese Tiere im Dunkeln gehalten werden, noch bevor eine Reduktion des Auges bemerkbar ist, eine Vergrößerung der Sinnesborsten und -haare ein. Diese Beobachtung deckt sich mit der allgemeinen Anschauung, daß bei in Höhlen- und anderen subterranen Gewässern lebenden Formen, gleichsam als Kompensation für die Unmöglichkeit des Sehens eine Vergrößerung der Ästhetasken stattfindet.

Es ist von vornherein zu erwarten, daß diese Kompensation umso größer sein wird, je größer die Rolle war, die das nun überflüssige Auge im Leben des betreffenden Tieres spielte.

Bei den von mir untersuchten Copepoden, dis sich in unterirdischen Gewässern aufhielten, und deren Augenflecke, wenn auch nicht ganz, so doch schon beinahe pigmentlos waren, konnte keine nennenswerte Änderung in der Gestalt und Länge der dem Tastsinn dienenden Organe festgestellt werden. Sie blieben denen der oberirdischen Formen gleich. Auch diejenigen Arten, die vollständig blind sind und bei denen, mangels an oberirdischen sehenden Nahverwandten, ein Vergleich der Tastkolben unmöglich ist, zeigen keine besonders stark ausgebildeten Ästhetasken.

Wie im vorhergehenden Teile erklärt wurde, ist das Auge der Copepoden sowohl für die Ernährung, als auch für die Fortpflanzung unwichtig. Es sind vielmehr die Sinneskolben- und -haare, die schon bei den oberirdischen Copepoden das Hauptsinnesorgan abgeben. Die Funktion dieser Sinnesorgane besteht in der Wahrnehmung von Änderungen des Salz- oder Gasgehaltes des Wassers, oder von Beimengungen, die von Nahrungsstoffen herrühren. Auch dienen sie beim Männchen, wo sie gewöhnlich in größerer Anzahl vorhanden sind als bei den Weibchen, zur Rezeption der von den letzteren ausgehenden chemischen Reize. Es liegt also auf der Hand, daß die Unmöglichkeit, ein Organ zu gebrauchen, dem schon oberirdisch wenig Wichtigkeit beigemessen werden darf, wie dem Auge der Copepoden keiner Kompensation bedarf. Zur richtigen Beurteilung dieser Verhältnisse bei *Bathynella*

natans fehlt uns die Kenntnis einer nahverwandten oberirdischen Art, die noch Augen besitzt. Immerhin sind an den Antennenpaaren dieser Spezies Organe vorhanden, die zweifellos als Ästhetasken aufgefaßt werden müssen. An der I. Antenne finden sich drei hyaline Sinneskolben, und zwar einer am vorletzten und zwei am letzten Gliede. Sie stehen mit einer Nervenzelle in Verbindung. An der zweiten Antenne trägt der kleine, walzenförmige Exopodit zwei Borsten. Die eine ist kurz und reicht ungefähr bis zur Hälfte der andern, die sich an ihrem oberen Ende verdickt und sich dann gabelförmig in zwei feinbehaarte Teile teilt.

Ob diese Borste sensitiver Natur ist, konnte ihrer Struktur nach nicht ermittelt werden; die Verdickung an der Spaltungsstelle, sowie Ganglienzellen im Protopoditen der Antenne lassen auf eine Sinnesfunktion schließen.

Bei *Asellus cavaticus* besitzt nach Miethe (58) das Männchen im erwachsenen Zustande 4—6, das Weibchen 4 Riechkolben, die, gut ausgebildet, an den Antennengliedern inserieren. Bei *Asellus aquaticus* hingegen besitzt das Männchen nur 3—4, das Weibchen höchstens 3 solcher Sinnesorgane, die zudem kleiner sind als diejenigen des subterranen Verwandten.

Die Reizempfänger (Sinneskolben, -pinsel und -haare) kommen bei *Niphargus* in großer Anzahl vor, doch wechseln diese Organe bei jedem Individuum in Zahl und Gestalt, so daß ein Vergleich mit *Gammarus* nicht durchführbar ist. Es kann aber festgestellt werden, daß die Ästhetasken der unterirdischen Art größer und zahlreicher sind als diejenigen von *Gammarus*.

III. Färbung.

Die Färbung der Lebewesen kann durch verschiedene Ursachen erfolgen.

1. Physikalische, durch Lichtbrechung hervorgerufene Färbung.
2. Färbung des Integuments infolge seiner chemischen Beschaffenheit.
3. Färbung der Epidermis durch Einstreuung von organischen Farbstoffen (Pigment) oder durch Blut und andere Flüssigkeiten.

In den zwei ersten Fällen wird kein Einfluß der Dunkelheit auf die Färbung stattfinden, währenddem im dritten Falle der Lichtmangel gewisse Farbveränderung erwarten läßt.

Die aquatile Fauna der unterirdischen Räume ist meistens farblos und vollständig hyalin. Eine einzige Ausnahme bilden einige Würmer, die, gewohnheitsmäßig an dunkeln Orten sich aufhaltend, trotzdem eine lebhafte Färbung aufweisen *(Aeolosoma hemprichi, Tubifex).*

Unter den erbeuteten Crustaceen befanden sich auch *Gammariden,* die die ihnen eigentümliche graue Färbung vollständig eingebüßt hatten, und Ostrakoden, die statt eines schwarzen Bandes, das sich bei den supraterranen Individuen dieser Art quer über die Dorsalseite hinzieht, nur eine milchig weiße Trübung der sonst durchsichtigen Schale besaßen.

Einige in Brunnen sich aufhaltende Cyclopsarten waren rötlich gefärbt, doch war in diesen Fällen die Färbung auf die große im Brunnenschacht vorhandene Menge Eisenoxyd zurückzuführen. Auch war an einem Fundorte bei *Cyclops prasinus,* der wahrscheinlich erst seit kurzer Zeit diesen Ort bewohnte, die für diese Art typische Grünfärbung des Genitalsegmentes noch vorhanden. Es konnte jedoch im Vergleich zu oberirdisch sich aufhaltenden Exemplaren eine erheblich blassere Färbung dieses Segmentes festgestellt werden.

Dem Einfluß des Lichtes wieder unterworfen, erhielten die meisten Cyclopsarten, die nicht beständige Bewohner subterraner Gewässer sind, ihre ursprüngliche Färbung wieder und unterschieden sich in keiner Weise von ihren oberirdischen Artgenossen.

IV. Größe.

Bei der Beurteilung des Einflusses des Wohnortes auf die Größe muß eine Unterscheidung zwischen den in Spalten und Ritzen und den in größeren Wasseransammlungen sich aufhaltenden Formen vorgenommen werden. Die Bewohner der ersteren werden klein bleiben, währenddem den letzteren die beträchtliche Größe kein Hindernis des Eindringens und Vorkommens in den Weg legt. Doch auch bei diesen ist im allgemeinen ein Zusammenhang zwischen Körperwuchs und Ausdehnung des Wohnortes zu finden. *Niphargus* wird in kleinen Wasseransammlungen selten größer werden, als 1,5—2 cm, währenddem er in größeren Höhlentümpeln zu stattlichen Exemplaren heranwächst.

So halten sich im Hölloch, in einem ca. 30 m langen und 2—3 m breiten Bassin zahlreiche Exemplare von *Niphargus* auf,

die 3—4 cm lang sind, währenddem in der Grotte du Chemin de fer ein Tümpel von 1 m Durchmesser zahlreiche, nur bis 2 cm große Exemplare enthielt. Die geringe Größe dieser *Niphargi* kann nicht durch Nahrungsmangel erklärt werden, da der Grund des Wasserbeckens der Grotte du Chemin de fer mit Fledermauskot und in Zersetzung begriffenen Holzteilen überdeckt war.

Nicht nur an *Niphargus*, sondern auch an Planarien ist die gleiche Erscheinung zu beobachten. An denselben oben genannten Örtlichkeiten hielten sich Tricladen auf und fanden dort reichliche Nahrung: Im Hölloch *Planaria infernalis*, in der Grotte de Vert *Pl. vitta*. Währenddem die ersteren alle groß und wohl ausgebildet waren, traten die letzteren in zahlreichen, aber kleinen Exemplaren auf.

Für die Copepoden ist in dieser Hinsicht schon von E. Graeter ein Vergleich vorgenommen worden und ich fand seine Folgerung: „Die subterranen Copepoden sind von kleinerem Wuchs als ihre oberirdischen Verwandten" vollauf bestätigt. Ebenso wie Graeter erlaube ich mir über den Grund dieser Erscheinung kein Urteil zu fällen. Doch scheint mir die Ansicht Racovitzas (63), daß der Nahrungsmangel oder -reichtum weniger die Größe eines Höhlentieres, als die Individuen- und Eizahl beeinflußt, richtig zu sein.

B. Biologischer Einfluß.

I. Fortpflanzung.

Eine Erscheinung, die schon früher hervorgehoben wurde, ist die Ähnlichkeit der Lebensbedingungen in den Höhlengewässern und in den Tiefen unserer Seen. Auch hinsichtlich der Fortpflanzung macht sich diese Ähnlichkeit in der beschränkten Eierproduktion geltend.

Meine Untersuchungen, die sich nur auf Copepoden beschränken, bestätigen die Forschungsergebnisse Graeters, da in keinem Falle die Eizahl, die ein Weibchen in ihrem Säckchen trug, bei Höhlenbewohnern derjenigen der oberirdisch lebenden verwandten Arten oder Artgenossen gleich kam.

Obwohl der Nahrungsmangel einen gewissen Einfluß auf die Eierproduktion ausüben kann, darf doch nicht angenommen werden, daß dieser allein für die Eierarmut in unterirdischen Gewässern maßgebend ist.

In einigen Tümpeln der Grotte de Vert und auch in Sodbrunnen ist ein starker Nahrungsüberfluß vorhanden, und doch nimmt weder die Größe noch die Eizahl der einzelnen Individuen zu. Bei *Cyclops unisetiger* z. B., der in Brunnen und in der Grotte de Vert vorkommt, war immer bloß ein Ei in jedem Säckchen.

In bezug auf die Eizahl sind dem *Cyclops unisetiger Epactophanes muscicola* und *Viguierella coeca* gleich zu stellen. *Epactophanes* besitzt in dem einzigen Eisäckchen, das ausgebildet wird, stets nur zwei Eier; *Viguierella* legt die Eier einzeln ab, und es wird, wie MAUPAS unzweifelhaft festgestellt hat, zu gleicher Zeit je ein Ei aus jedem Eileiter ausgestoßen. Wie die Verhältnisse bei *Parastenocaris fontinalis* liegen, kann nicht angegeben werden, da weder die Eiablage noch ein Eisäckchen jemals beobachtet worden sind.

Die anderen Copepoden, die ausschließlich oder doch mit Vorliebe unterirdische Gewässer bewohnen: *Cyclops teras, C. crinitus, C. sensitivus, C. macrurus var. subterranea* und *Moraria varica*, besitzen ebenfalls nur eine beschränkte Eizahl. Nach E. GRAETERS und meinen Beobachtungen trugen *C. teras* 3, *C. crinitus* 2, *C. sensitivus* 2, *C. macrurus var. subterranea* 2 und *Moraria varica* 3 Eier in einem Säckchen, wobei zu bemerken ist, daß *Moraria* nur ein Säckchen ausbildet, in das die Eier beider Eileiter eingeschlossen werden. Es ist jedoch nicht nur bei ausschließlichen Bewohnern der unterirdischen Gewässer eine Beschränkung der Eierproduktion festzustellen, sondern auch bei denjenigen Formen, die sowohl supraterran, wie subterran leben.

Über die Ursachen, die eine Verminderung der Eiproduktion in unterirdischen Gewässern hervorbringen, sind die Autoren verschiedener Ansicht. (Vergl. 38, pag. 66.)

Im Laufe meiner Untersuchungen wurde ich immer mehr in folgender Anschauung bestärkt:

Die einzige Konstante in den Lebensbedingungen, die wir in unterirdischen Gewässern antreffen, ist die Temperatur. Die Nahrungs-, Licht- und Wasserverhältnisse können sich von einer Fundstelle zur andern ändern; es können sich sogar in der gleichen Höhle diese drei Faktoren in allen möglichen Abstufungen kombinieren.

Ich bin daher der Ansicht, daß hauptsächlich die stets tiefe Temperatur von 8—10°, die in unterirdischen Gewässern herrscht,

den ausschlaggebenden Einfluß auf die Eiproduktion ausübt, denn es richtet sich das Gesamtresultat bei jedem Zusammenwirken verschiedener Faktoren nach dem ungünstigsten dieser.

In subterranen Gewässern ist die Temperatur stets tief, und darum läßt sich auch durch Nahrungsüberfluß eine Vermehrung der Eiproduktion nicht erreichen. Für jede Art ist das Temperaturoptimum verschieden. Wir können jedoch zwei große Gruppen unterscheiden, die eurythermen Formen und die stenothermen Kaltwassertiere. Bei den letzteren liegt das Temperaturoptimum näher bei 8° als bei den ersteren, und wie wir aus den wenigen Zahlen, die uns zur Verfügung stehen, erkennen, besitzen die stenothermen Tiere in Höhlen eine viel höhere Eizahl als ihre eurythermen Gattungsgenossen.

So traf E. Graeter (35) ♀ von *C. bisetosus* an, die 10, 12, 17, 19, 20 und 52 Eier in einem Säckchen trugen. Auch *C. viridis* und *C. strenuus* weisen, wenn sie in Höhlen angetroffen werden, eine sehr hohe Eizahl auf.

Die eurythermen Formen dagegen, für die das Temperaturoptimum naturgemäß viel weiter von 8° entfernt ist, zeigen in den Höhlen eine bemerkenswerte Eiarmut. So trägt das Weibchen von *C. nanus* 2—4, höchstens 6 Eier in jedem Säckchen, währenddem es in Kulturen bei ca. 15° schon deren 12—15 besitzt. *Cyclops serrulatus* und *C. fimbriatus* haben nach Graeter 6—7 Eier in einem Eiballen; nach meinen Untersuchungen ist diese Grenze nie überschritten worden.

Die typischen Höhlencopepoden, die keiner der oben erwähnten Gruppe angehören, haben eine noch geringere Eizahl, und Versuche, durch Erhöhung der Temperatur auch eine erhöhte Eizahl im Säckchen zu erzielen, schlugen fehl. *C. unisetiger* z. B. bildete stets nur ein einziges Ei aus.

Aber nicht nur auf die Fortpflanzung und die damit zusammenhängende Eiproduktion macht sich der Einfluß der Temperatur geltend, sondern auch auf die Lebensdauer. Gleichsam als Kompensation für die geringe Eizahl wird infolge der tiefen Temperaturen der Lebensprozeß verlangsamt und dadurch das Leben des einzelnen Individuums verlängert. Es stehen uns nur wenig Zahlen über die Lebensdauer von Copepoden zur Verfügung, doch möchte ich hier einige anführen.

Bei *Viguierella coeca* beobachtete Maupas (16), daß die Nauplien unter dem Einfluß erhöhter Temperatur ihre Entwicklung beschleunigen. Es erfolgen:

Bei einer mittleren Temperatur von 16° eine Häutung alle 24 Std.
„ „ „ „ „ 18° „ „ „ 23 „
„ „ „ „ „ 24° „ „ „ 17 „
„ „ „ „ „ 25° „ „ „ 13 „
„ „ „ „ „ 27° „ „ „9-10 „

In gleichem Maße, wie sich die Entwicklung beschleunigt, verkürzt sich das Leben des erwachsenen Individuums. Bei 18° C beträgt die Lebensdauer 63—74 Tage, währenddem bei 26° dieselbe sich auf 38 Tage reduzierte.

Bei *C. fimbriatus* erfolgte in meinen Kulturen bei 18—20° die Häutung alle 2—4 Tage, währenddem bei 12° die Entwicklung bis zum 1. Copepoditstadium, also 5 Häutungen, mehr wie einen Monat Zeit in Anspruch nahmen.

Campthocamptus schmeili braucht zur Entwicklung bis zum 1. Copepoditen bei 12° C sogar $2^1/_2$ Monate.

Alle diese Angaben beziehen sich auf Kulturen, in denen alle störenden Momente ausgeschaltet waren. Denn neben tiefer Temperatur können auch die Größe des Lebensraumes, die Nahrungsverhältnisse und der Sauerstoffgehalt des Wassers den Stoffwechselprozeß beeinflussen. Wir sehen also, daß die Einschränkung der Eizahl bei einer Eiablage keinen Schaden für die Erhaltung der betreffenden Art bedeutet, da durch die gleiche Ursache, die diese Einschränkung hervorruft, auch eine Verlängerung des Lebens und so eine solche der Reifeperiode bedingt wird. Zudem sind die Bewohner unterirdischer Gewässer weniger Gefahren ausgesetzt als ihre oberirdischen Verwandten.

Mit Ausnahme von Planarien sind sämtliche Bewohner unterirdischer Gewässer Detritusfresser. Da den lebensfähigen Eiern daher keine Zerstörung droht, entwickeln sie sich zu erwachsenen Individuen. Eine besondere Brutpflege, wie sie bei oberirdischen Copepoden zutage tritt, ist überflüssig geworden. In der Tat sehen wir, daß die typischen Höhlencopepoden ihre Eisäckchen loser an der Geschlechtsöffnung anheften, als ihre oberirdischen Verwandten. Daher ist es auch erklärlich, daß E. Graeter bei 23 untersuchten reifen Weibchen von *C. teras* nur eines mit Eiern antreffen konnte, und daß von 76 Weibchen von *Moraria varica*

kein einziges Eier trug, obwohl Entwicklungsstadien aller Größen vorhanden waren.

Wenn auch *Moraria varica* kein ausschließlich Höhlen- und Spaltengewässer bewohnender Harpacticide ist, so deuten seine Fundorte auf die Vorliebe hin, die diese Art für solche Aufenthaltsorte besitzt. Der Eisack ist sphärisch und nur lose an der Genitalöffnung des Weibchens angeheftet, und ich traf in den Kulturen losgelöste Säckchen öfters an als solche, die noch am Muttertiere befestigt waren. Das Extrem treffen wir bei *Viguierella coeca* an, wo jedes Ei sofort nach seiner Bildung einzeln befruchtet und abgelegt wird. Zur Bildung eines Eisäckchens kommt es nicht; das Ei wird mit einer klebrigen Masse umgeben, und sich selbst überlassen. Fraglich ist nur, wenn man das hohe phylogenetische Alter dieser Form in Betracht zieht, ob dieses Verhalten von Urzeiten her ererbt, oder erst sekundär durch Anpassung an die Umwelt erworben worden ist.

Alle bisherigen Ausführungen setzten günstige Nahrungsverhältnisse voraus. Nun kann aber, wie in jedem andern Gewässer, so auch subterran, Nahrungsmangel eintreten und da zeigen sich die gleichen Folgen desselben wie auf der Erdoberfläche. Die Dottermenge, die jedem Ei beigegeben ist, wird zuerst reduziert, dann, wenn die ungünstige Periode andauert, wird die Eizahl herabgesetzt und dies kann so weit gehen, daß die Produktion überhaupt eingestellt wird.

Die Periodizität im Auftreten einer Art ist mehr oder weniger erblich festgelegt. In unterirdischen Gewässern, wo keine Jahreszeiten einen Einfluß ausüben und jahraus, jahrein die gleichen Bedingungen herrschen, ist eine solche Periodizität überflüssig geworden, und muß, falls sie auftritt, als ein von den Vorfahren übernommenes Erbe gedeutet werden. In der Tat treffen wir nur bei wenig Arten eine solche an. Am auffallendsten war dies bei *Bathynella natans*, wo das Auftreten der Männchen und Weibchen an besondere Zeiten gebunden war. (Vergl. 19, S. 153.)

Während in Oberflächengewässern das Verhältnis von Männchen zu Weibchen bei Copepoden sehr ungleich ist, indem die Männchen sich in der Minderzahl befinden, stellt es sich in subterranen Gewässern fast wie 1:1. Dies ist aber keine Folge der unterirdischen Lebensweise, sondern nach A. Graeter (35) eine Folge der Herabsetzung der Eierproduktion.

Als durch die sich stets gleichbleibende Temperatur der Spaltengewässer verursacht, muß in manchen Fällen auch die Stenothermie ihrer Bewohner aufgefaßt werden. Im Laufe der Untersuchungen konnte ein Unterschied im Verhalten gegen Temperaturerhöhungen zwischen den Exemplaren, die aus Höhlen und solchen, die aus Brunnen stammten, festgestellt werden. Die Höhlenbewohner zeigten sich stets weniger widerstandsfähig als ihre aus Brunnen stammenden Artgenossen.

Ein Beispiel möge hier angeführt werden:

Bathynella natans Vejd. wurde zuerst in einem stark verwahrlosten Brunnen gefunden, wo die Tagwasser stets Zutritt hatten, und wo infolgedessen die Temperatur einigen Schwankungen unterworfen war. Die daraus erbeuteten Tiere erhielten sich in Behältern, in welche sie verbracht worden waren, monatelang am Leben und pflanzten sich sogar fort. Die Temperatur betrug anfangs 14° und später 19—21° C. Die Tiere starben erst, als im Brunnen bereits kein Exemplar mehr zu finden war. Der zweite Fundort von *Bathynella* war die Grotte de Ver. In dieser Höhle bewohnt der Krebs einen Tümpel, der mit klarem, kaltem Wasser angefüllt ist; die Temperatur beträgt 8° C. Bei meinen verschiedenen Besuchen wurden stets einige Exemplare erbeutet. Um sie vor zu starker Temperaturerhöhung zu schützen, wurden die Gläschen, in denen die Tiere aufbewahrt waren, in ein Wasserbad gestellt, dessen Temperatur 12° betrug; nach vier Tagen waren sämtliche Bathynellen, wie auch *Cyclops unisetiger* und *diaphanus* abgestorben, während die anderen Bewohner wie *Moraria varica*, die Ostrakoden und Würmer weiter lebten. Ähnliche Verhältnisse wurden für *Parastenocaris fontinalis, Cyclops unisetiger, C. diaphanus* und *Niphargus* beobachtet.

II. Feinde.

Nach E. Graeters (38) Untersuchungen besitzen die Höhlencopepoden wenig Feinde.

Die Beobachtungen über Parasiten der unterirdisch lebenden Tiere erstrecken sich nur auf Crustaceen.

Die Entoparasiten, die angetroffen wurden, beschränken sich auf zwei Formen, die nicht näher bestimmt werden konnten. Im ersteren Falle handelte es sich um eine *Mermis*, die aus einem, dem Hölloch entstammenden *Niphargus* auskroch und vor ihrer

Reife zugrunde ging. Im anderen Falle um ein der *Monocystis lacrima* ähnliches Sporozoon, das den Darm von *C. macrurus* bewohnte. Die Ektoparasiten sind nicht sehr zahlreich, jedoch auch nicht ganz selten. Besonders *Moraria varica* wurde oft mit Suktorien voll besetzt angetroffen. Die einzige Art, die häufig auftrat und bestimmt wurde, war *Tokophrya cyclopum.*

Herkunft der subterranen Fauna und ihre Beziehungen zur Tierwelt der Oberflächengewässer.

Wie aus der Faunenliste und dem systematischen Teil dieser Arbeit hervorgeht, bilden die Bewohner der unterirdischen Gewässer ein merkwürdiges Gemisch von Arten, die, verschiedenen Gruppen zugehörend, nur durch ihre biologischen Eigenschaften zusammengehalten werden.

Die meisten der von mir erbeuteten Arten sind Bewohner der Oberflächengewässer, die auf irgend eine Art und Weise in die subterranen Räume eingedrungen, sich nun dort, durch den Lichtmangel wenig behindert, fortpflanzen. Die anderen Arten, die typischen Höhlenbewohner, die, schon aus dem einfachen Grunde, weil die Erdoberfläche vor den subterranen Gewässern bewohnbar gewesen ist, sämtlich von supraterrestrischen Formen abstammen müssen, treten auch hin und wieder, jedoch selten in Oberflächengewässern auf.

Bei vielen läßt sich noch die oberirdische Stammform nachweisen, bei den andern scheint diese jedoch ausgestorben zu sein, oder sich ebenfalls stark weiter differenziert zu haben.

Folgende Zusammenstellung möge dies veranschaulichen:

Unterirdische Form:		Oberirdische Stammform:
Planaria infernalis Steinm.	—	*Pl. lactea*
Cyclops crinitus E. Graeter	—	*C. viridis* Jur.
„ *teras* „	—	*C. serrulatus*
„ *macrurus var. subterr.* Graet.	—	*C. macrurus*
Niphargus puteanus	—	*Gammarus pulex?*
Asellus cavaticus	—	*Asellus aquaticus.*

Sechs typisch subterrane Formen sind also Abkömmlinge von Arten, die oberirdisch noch heute leben. Für die anderen Arten können wir auf der Erdoberfläche wohl Formen finden,

die mit ihnen verwandt sind, d. h. sich von der gleichen Stammform herleiten lassen, aber diese Stammform selbst scheint nicht mehr zu existieren.

Es sind dies:

Planaria cavatica
Cyclops sensitivus
„ *unisetiger*
Parastenocaris fontinalis
Viguierella coeca
Bathynella natans
Soldanellonyx chappuisi
Lartetia spec.

Von diesen acht Arten sind sechs vollständig blind, nur die beiden Cyclopiden haben kleine, schwarze Augen. Wenn auch die Blindheit an und für sich kein Beweis dafür ist, daß die betreffende Form schon lange Zeit im subterranen Wassergebiet sich aufhält, so ist sie doch ein wichtiges Argument dafür. Gesellen sich noch andere dazu, wie in unserem Falle der Mangel einer jetzt noch lebenden oberirdischen Stammform, so können wir mit Recht behaupten, daß unterirdische Formen, die augenlos und ohne oberirdische nahe Verwandte sind, schon lange Zeit hindurch die unterirdischen Gewässer bewohnen.

Versuchen wir nun für die verschiedenen Formen den Zeitpunkt der Einwanderung in die subterranen Gewässer festzustellen, so muß in erster Linie daran erinnert werden, daß diese Einwanderung jeweils nicht von sämtlichen Vertretern einer Art, sondern nur von einzelnen Beständen unternommen wurde, und nicht plötzlich, sondern ganz allmählich vor sich gegangen sein muß.

Als ganz rezent in die Höhlen eingedrungen müssen wir sämtliche Arten ansehen, die sich von ihren oberirdischen Artangehörigen nicht oder kaum unterscheiden. Die vollständig von der Oberwelt abgeschlossenen Brunnstuben lieferten hiefür nützliches Material. Da diese jährlich gereinigt werden, und trotzdem immer wieder Oberflächenformen darin auftreten, so muß angenommen werden, daß die dort lebenden Tiere aus dem Innern der Quelle stammen und dort verhältnismäßig reichlich vorhanden sind. In erster Linie sind es *Cyclops fimbriatus, C. nanus* und *Canthocamptus echinatus,* die fast in jeder Quelle vorhanden waren; dann

auch *Canthocamptus schmeili*, der auch in Höhlen und den Tiefen der Seen vorkommt. In neuester Zeit hat die Einwanderung angefangen und bis heute noch nicht aufgehört; es sind dies die jüngsten Elemente der subterranen Fauna.

Zu einer zweiten Kategorie gehören diejenigen Formen, die durch das Leben in den unterirdischen Gewässern umgeändert wurden, aber noch oberirdische Verwandte besitzen, von denen sie abstammen. Der Einwanderungsprozeß scheint jetzt beendigt zu sein. Zu dieser Gruppe können die Cyclopiden *C. crinitus, C. teras, C. macrurus var. subterranea, C. sensitivus, C. unisetiger, Planaria infernalis, Niphargus* und *Asellus* gezählt werden.

Vor langer Zeit schon eingewandert können jene Formen betrachtet werden, die blind sind, und denen eine jetzt noch lebende direkte Stammform fehlt.

Zu diesen zählen *Parastenocaris fontinalis, Viguierella coeca, Bathynella natans, Soldanellonyx chappuisi* und *Lartetia.*

Betrachten wir uns die Verbreitung dieser Arten und die ihrer Verwandten näher, so sehen wir, daß *Parastenocaris fontinalis* in den Gewässern von Surinam einen Verwandten in *Parastenocaris staheli* besitzt, der hohe Temperaturen (26°) aushalten kann. Auch zeigen die Versuche, die Schnitter und ich ausgeführt haben, daß *Parastenocaris fontinalis* als eurytherm betrachtet werden muß (69). Die Art *Parastenocaris brevipes* Kessler, die nur in wenigen Exemplaren gefunden wurde, wird gewiß wie *P. fontinalis* ein Bewohner der unterirdischen Gewässer sein, und nur zufällig oberirdisch auftreten. Die zweite Art *Viguierella coeca* tritt schon mehr oberirdisch auf als die vorhergehende; doch treffen wir sie auch in den Tropen. Die Untersuchungen von Maupas (16) zeigen, daß diese Art ebenfalls eurytherm ist, und sich noch bei Temperaturen von 29° C fortpflanzt. Außerdem tritt *Viguierella coeca* in Afrika auf. Eine noch unbestimmte Art der Gattung *Viguierella* lebt in Surinam. *Viguierella paludosa* Mrz. wird nach ihren bisherigen Fundorten zu schließen (60, 28 a) wahrscheinlich auch subterran leben.

Bathynella natans, die phylogenetisch älteste Art, die erbeutet wurde, hat weder unter- noch oberirdisch einen nahen Verwandten. Ihre nächsten Angehörigen leben in Australien und Tasmanien.

Soldanellonyx chappuisi ist bis jetzt nur unterirdisch, im Littoral des Ritomsees und in der Tiefe des Neuenburgersees ge-

funden worden (80). Über ihre Beziehungen zu *Soldanellonyx parviscutatus*, ihrem einzigen nahen Verwandten, kann noch nichts gesagt werden, da diese Art nur in Form einer zweiten Nymphe erbeutet wurde. Die Gattung selbst gehört zu den Halacariden, einer marinen Familie, die jedoch einige Vertreter im Süßwasser besitzt.

Die Verbreitung und Verwandtschaft dieser fünf Arten zeigen uns, daß sie entweder Überreste einer jetzt bei uns nicht mehr oberirdisch lebenden Süßwasserfauna sind, oder große Anklänge an marine Formen besitzen. In beiden Fällen aber berechtigt ihre Isoliertheit die Annahme, daß diese Arten schon sehr früh in die unterirdischen Gewässer eingewandert sind.

Geyer (33), der die Lartetien eingehend studiert hat, faßt seine Beobachtungen über das Vorkommen und Alter dieser Gattung in folgendem Satz zusammen: „In den Spalten der Jura- und Muschelkalkformationen haben die mit den Hydrobien verbundenen Lartetien die Glacialperiode überdauert und sich angepaßt; sie sind überall da verschwunden, wo die Wasser der Eiszeit Zutritt hatten.“ Die auf das Vorkommen von Lartetien untersuchten Gewässer beschränken sich jedoch nur auf ein verhältnismäßig kleines Gebiet. Die Voralpen und die Alpen selbst, sowie große Gebiete, die von der Eiszeit mit mächtigen Eismassen überzogen waren, sind noch nicht untersucht worden, so daß ein solcher Schluß als verfrüht angesehen werden muß.

Betrachten wir nun die Art und Weise, auf welche eine Einwanderung in die subterranen Gewässer vor sich gehen kann, so müssen wir zwei grundsätzlich verschiedene Einwanderungsarten unterscheiden: entweder findet die Einwanderung freiwillig statt, oder die einzelnen Individuen werden durch äußere Umstände zum Aufenthalt in den lichtlosen subterranen Gewässern gezwungen. Die Tendenz einer Art, sich soweit wie möglich auszubreiten, mag für viele Arten die Ursache für die Besiedelung subterraner Orte gewesen sein. Hierzu stehen drei Wege offen:

1. Einwanderung durch die Höhleneingänge.
2. Eindringen durch den Ausfluß der Quellen.
3. Eindringen in die Spaltengewässer durch das Einzugsgebiet der Quellen.

Von diesen drei Möglichkeiten scheint mir die letzte am meisten Wahrscheinlichkeit zu besitzen. Die zwei anderen sind jedoch

dadurch nicht ausgeschlossen. Die Gründe, die mich zu dieser Auffassung bewogen, sind folgende: Hätte die Einwanderung ihren Ursprung in Höhlen oder Quellen genommen, so wären nur stark rheophile Formen den Weg in die unterirdischen Gewässer gegangen. Solche Arten sind aber in diesen Orten eine Seltenheit. Zudem müßten s i e, oder ihre Stammformen, in Bachanfängen und Quellen zu finden sein, was jedoch nur selten der Fall ist.

Ein weiterer Grund ist folgender: Die Nahrung der unterirdisch lebenden Tiere muß von der Erdoberfläche herstammen. Es können also nur diejenigen subterranen Gebiete bewohnbar sein, die einen oberirdischen Zufluß besitzen. Eingehendere Untersuchungen sind jedoch nötig, um diese Frage einwandfrei zu lösen. Vorläufig ist eine solche nur von Geyer (33) für *Lartetia* vorgenommen worden, der folgendes feststellt: „Primäre Quellen im strengsten Sinne führen in der Regel keine Lartetien. Die vollste Entwicklung erfahren die Schnecken in Spaltengewässern mit Zugang im Hintergrunde."

Was den unfreiwilligen, gezwungenen Übergang zum Leben in den unterirdischen Gewässern betrifft, so kann dieser in äußeren Ereignissen, wie Bergstürze, Erdrutschungen und ähnlichen Vorkommnissen seinen Ursprung haben. Weitaus am häufigsten aber wird der gezwungene Aufenthalt im Dunkeln durch Verschleppung verursacht. Alle größeren Wasserläufe, die plötzlich versiegen, nehmen zahlreiche Vertreter ihrer Bewohner mit in die Tiefe. Als Beispiel kann der Lauf der Recka im Triestiner Karst angeführt werden, die ausschließlich von Oberflächenbewohnern bevölkert ist. Eine Anpassung an das Höhlenleben kann in diesem Falle wegen des ständigen Zuzuges von der Erdoberfläche her nicht stattfinden. Wenn einzelne Tiere in die Spaltengewässer eingeschleppt werden, so können sie wahrscheinlich auch an diesen Örtlichkeiten weiter leben, werden sich aber nicht fortpflanzen können. Auch wenn dieses Tier ein eiertragendes ♀ wäre, oder sich parthenogenetisch fortpflanzen könnte, so müßte trotzdem nach kürzerer oder längerer Zeit ein Absterben der betreffenden Kolonie eintreten, wenn nicht von außen her neue Individuen zu ihr gelangen können, die eine Auffrischung der Art ermöglichen. Nur da, wo große Bestände zu gleicher Zeit einwandern, kann sich eine bestimmte Art erhalten, der accidentiellen Einwanderung

in unterirdische Räume kann daher keine große Bedeutung beigemessen werden.

Als wahrscheinlichste Besiedelungsart liegt die langsame aktive Einwanderung von Arten, denen die unterirdischen Lebensbedingungen zusagen, näher als die passive, die sich stets nur auf kleine Gebiete und wenig Individuen beschränken kann.

Es bliebe uns noch die Frage nach dem Auftreten von Gliedern der unterirdischen Fauna in oberirdischen Gewässern zu erörtern.

In der Literatur sind öfters Hinweise auf das oberirdische Auftreten von Dunkelarten zu treffen. Diese und eigene Beobachtungen veranlaßten Thienemann (76), eine Erklärung für diese Erscheinung zu geben. Die Thienemannsche Hypothese für das Eindringen von *Niphargus*, *Planaria mrazeki*, *cavatica* und *anophthalma* in die Höhlen, und deren Wiederauftreten in den Quellen ist kurz folgende:

Die in oberirdischen Gewässern, besonders in Quellen auftretenden eben genannten Arten sind von der postglazialen Temperaturerhöhung, da sie stenotherme Kaltwasserformen sind, in die unterirdischen Gewässer gedrängt worden. Sie steigen nun, da jetzt ein kühleres Klima herrscht, zur Oberwelt hinauf, deren Temperatur ihnen wieder zusagt und siedeln sich an ihren alten Wohnorten neu an.

Van Hofsten (73), dem auch ich mich anschließe, sucht durch folgende Überlegungen diese Ansicht für *Niphargus* wenigstens zu widerlegen. „Ein Umstand, der, wie es scheint, früher übersehen wurde, muß jedoch gewisse Bedenken erwecken. Die Stammform der subterranen Art war, darin werden alle Meinungen einig sein, eine dem *Gammarus pulex* ähnliche Art. Bei der allmählichen Erwärmung des Klimas hätte sich diese, nach den obenerwähnten Ansichten stenotherm-glaziale Form in die kalten unterirdischen Gewässer zurückgezogen. Im Hochgebirge, in der Nähe der Gletscher, sind die Verhältnisse heute noch vollkommen arktisch; warum hat sich denn die postulierte Stammform hier nicht als eine oberirdische, sehende *Gammarus*-Art erhalten? *G. pulex* ist bekanntlich nichts weniger als stenotherm glazial. Vielleicht ist daher die Höhlen-Gammaride nur in dem Sinne als „Glazialrelikt" aufzufassen, daß sie schon während der Eiszeit ähnliche Lokale wie jetzt bewohnte."

Geyer (33) nimmt für *Lartetia* gerade das Gegenteil an und

glaubt, daß diese Schnecken durch die ungünstigen Temperaturverhältnisse, die die Eiszeit in den oberirdischen Gewässern hervorrief, zur unterirdischen Lebensweise gezwungen wurden und jetzt, da wieder bessere Zeiten herrschen, diese die Oberfläche zu bewohnen anfangen.

Über die Gründe, die die eben erwähnten Formen bewogen, die unterirdischen Gewässer aufzusuchen, kann man, da Anhaltspunkte fehlen, sehr verschiedener Ansicht sein; doch glaube ich, daß die einfachste Erklärung wohl der Wahrheit am nächsten kommt. Wie wir weiter oben dargestellt haben, ist der Ansicht, daß die Bewohner der unterirdischen Gewässer ihren jetzigen Wohnort freiwillig aufgesucht haben, große Wahrscheinlichkeit beizumessen. Die jetzt nun wieder in den oberirdischen Gewässern erscheinenden Angehörigen der Dunkelfauna wären darnach seinerzeit in die Spaltengewässer eingewandert, weil ihnen die Lebensbedingungen, die an diesen Orten herrschten, eben zusagten. Zudem ist ihre große Verbreitung und der Mangel an Verkümmerungsformen ein Beleg für unsere Ansicht.

Was ihr Wiederauftreten in den oberirdischen Gewässern jedoch betrifft, so könnte dieses m. E. auf folgende Art erklärt werden: Das oberirdische Vorkommen unterirdischer Arten beschränkt sich nur auf die Quellen, und höchst selten sind Höhlenbewohner außerhalb des eigentlichen Quellbereichs eines Gewässers gefunden worden. Schon aus diesem Grunde kann von einem „Wiederbesiedeln“ keine Rede sein.

In Brunnstuben, wo die gleichen Lebensbedingungen herrschen, wie in den Quellgängen des Erdinnern, treffen wir stets Angehörige der unterirdischen Fauna an, die entweder auf ihren Wanderungen zufällig in die Brunnstube gelangten, oder aber, vom fließenden Wasser erfaßt, in dieselbe geschwemmt wurden. In beiden Fällen pflanzen sich diese Tiere dort fort und geben uns ein Bild des in den uns unzugänglichen Spaltengewässern herrschenden Tierlebens. Die Quelle, die nicht gefaßt, sondern offen im Tageslicht aus der Erde sprudelt, bietet ähnliche Verhältnisse wie die Brunnstube, nur daß das Licht und die Fauna der Erdoberfläche zu ihr Zutritt hat.

Die Tierwelt der Quelle wird wohl für den Eindringling aus der Unterwelt kein direkt störendes Moment bilden, wogegen das Licht von dem Bewohner der unterirdischen Gewässer unangenehm

empfunden wird. Ist dieses ausgeschaltet, so wird, wie die Brunnstuben zeigen, einer Auswanderung in die Quellen kein Hindernis mehr im Wege liegen.

Bedenkt man nun, daß die Quellen meistens im Walde, oder an von Gebüsch überdeckten Stellen liegen, und daß ein Tag aus zirka 50% „Tag" und ebensoviel Nacht besteht, so ist es begreiflich, daß, wenn aktive Auswanderung vorausgesetzt wird, auch extrem photophobe Arten zu gewissen Zeiten, im Augenblicke des Austretens aus dem Bereich der Spaltengewässer, den Wechsel ihres Wohnortes nicht merken können. Ein Zurückkehren ist dann bei Eintritt des Lichtes nicht mehr möglich, und so müssen diese Arten unter Steinen, abgefallenem Laub usw. Schutz vor den ungewohnten Lichtstrahlen suchen.

Weit einfacher noch ist die Annahme, daß die oberirdische Gewässer bewohnenden Dunkelarten vom Wasserstrom erfaßt, sozusagen wider ihren Willen in die Quelle gespült worden sind.

In beiden Fällen aber ist es begreiflich, daß diese erratischen Faunenelemente sich am neuen Wohnorte so gut wie möglich einrichten, sich sogar fortpflanzen und eine Kolonie zu bilden versuchen. Immer neuer Zuschuß an lebenskräftigen Individuen aus dem unerschöpflichen Reservoir des Erdinnern sorgt für die Erhaltung der Art, und verhindert ihre Umänderung.

Zusammenfassung der Resultate.

1. Es wurden 79 Sodbrunnen, 41 Brunnstuben und 11 Höhlen untersucht und dabei 88 Arten erbeutet.
   Diese verteilen sich:

Protozoa	10
Vermes	41
Arthropoda	42, wovon 41 Crustaceen
Mollusca	2

2. Die Fauna der unterirdischen Gewässer ist aus den heterogensten Formen zusammengesetzt, gemeinsam haben sie nur den Wohnort.

3. Sie können in zwei Abteilungen geschieden werden:
   a) Die typischen Dunkelarten, die auf der Erdoberfläche nicht oder nur selten vorkommen, und

b) Die gelegentlichen Dunkelarten, die sowohl auf der Erdoberfläche als auch subterran leben.

4. Zu den bisher bekannten typischen Dunkelarten konnten drei neue Arten hinzugefügt werden: *Parastenocaris fontinalis*, Schnitter und Chappuis, *Cyclops sensitivus* Graeter und Chappuis, und *Soldanellonyx chappuisi* Walter. Zudem wurde die Zugehörigkeit von zwei schon bekannten Formen, *Bathynella natans*, Vejd. und *Viguierella coeca* Maupas, zu den typischen Dunkelarten erwiesen.
5. Der eigentliche Wohnort der aquatilen Dunkelfauna sind die Spaltengewässer der äußersten Erdrinde.
6. In subterranen Gewässern herrscht völlige Dunkelheit und stets tiefe Temperatur. Die Nahrung ihrer Fauna besteht aus organischen Abfällen, meistens aus faulenden pflanzlichen Stoffen. Ein Nahrungsmangel wurde nicht festgestellt.
7. Der morphologische Einfluß des subterranen Lebens macht sich hauptsächlich in der Rückbildung der Augen und der Farblosigkeit der Individuen bemerkbar.
8. Der biologische Einfluß des subterranen Lebens äußert sich in der beschränkten Eierproduktion und der erworbenen Stenothermie der Bewohner der Spaltengewässer.
9. Die subterranen Arten stammen von oberirdischen Formen ab. Viele besitzen ein hohes phylogenetisches Alter. Die Einwanderung in die Spaltengewässer wurde von den verschiedenen Arten zu verschiedenen Zeiten und zwar in großen Beständen unternommen und beanspruchte einen langen Zeitabschnitt.

Literaturverzeichnis.

1. Banta, A. The fauna of the Mayfield's Cave. Washington D. C. 1907.
2. Bornhauser, K. Die Tierwelt der Quellen der Umgebung Basels. Int. Rev. d. ges. Hydrob. B. Serie IV.
3. Brehm, V. Über die Harpacticiden Mitteleuropas I u. II. Arch. f. Hydrob. u. Planktonk. Bd. VIII 1912—13.
4. — — Über ostalpine Niphargiden. Arch. f. Hydrob. u. Planktonk. Bd. X. 1915.
5. — — Dr. Absolons zoologische Höhlenforschungen auf der Balkanhalbinsel. Naturw. Wochenschr. 1917.
6. Calman, W. T. Crustacea; in Treatise on Zoology edited by Sir Ray Lancaster Pt. 7 fass. 3 London 1909.
7. — — On the caracter of the crustacean Genus Bathynella Vejd. Journ. Linn. Soc. Zool. Vol. 27. 1899.
8. — — On Pleurocaris, a new Crustacean from the English Coal-Measures. Geol. Mag. Vol. 8. 1911.
9. — — On some Crustacea of the Division Syncarida from the English Coal-Measures. Geol. Mag. Vol. 8. 1911.
10. — — On the Classification of the Crustacea Malacostraca. Ann. and Mag. of Nat. Hist. Ser. 7 Vol. XIII 1904.
11. — — On the Genus Anaspides and its affinities with certain fossil Crustacea. Trans Roy. Soc. Edinburgh Bd. 38, 1896.
12. — — Notes on the Morphology of Bathynella and some allied Crustacea. Quart. Journ. of Microsc. Sc. Vol. 62. 1917.
13. Carl, J. Materialien zur Höhlenfauna der Krim. I. Zool. Anz. Bd. 28. 1904.
14. Chappuis, P. A. Über die systematische Stellung von Bathynella natans Vejd. Zool. Anz. Bd. 44. 1914.
15. — — Über das Excretionsorgan von Phyllognathopus viguieri. Maupas. Zool. Anz. Bd. 44. 1914.
16. — — Viguierella coeca Maupas. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Crustaceen. Rev. Suisse d. Zool. Bd. 24. 1916.
17. — — Die Metamorphose einiger Harpacticidengenera. Zool. Anz. Bd. 48. 1916.
18. — — Beiträge zur Fauna von Surinam. I Cyclopiden. Zool. Anz. Bd. 49. 1917.
19. — — Bathynella natans und ihre Stellung im System. Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. Bd. 40. 1915.
20. Chilton, Ch. The Subterranean Crustacea of New-Zealand. Trans. Linn. Soc. London II Ser. Vol. 6. 1894.
21. Chun, C. Atlantis. Zoologica Bd. 7. 1894—97.
22. Claus, C. Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Copepoden. Arch. f. Nat.gesch. 24. Jahrg. Bd. 1. 1858.
23. — — Untersuchungen zur Erforschung der genealogischen Grundlagen des Crustaceen-Systems. Wien 1876.

24. Claus-Grobben. Lehrbuch der Zoologie. 9. Auflage 1917.
25. Claus, C. Die Schalendrüse der Copepoden. S. B. d. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. 74. Abt. I. 1876.
26. — — Neue Beobachtungen über die Organisation und die Entwicklung von Cyclops. Arb. aus dem zool. Inst. Wien. Bd. X. 1892.
27. Cobb, N. A. The Mononchs in Nematology. Soil Science 1917.
28. Douwe, C. van. Zur Kenntnis der Süsswasserharpacticiden Deutschlands. Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. Bd. 18. 1903.
29. Egli, P. Beitrag zur Kenntnis der Höhlen der Schweiz. Dissertation, Zürich 1904.
30. Enslin, E. Die Höhlenfauna des fränkischen Jura. Abh. der Naturhist. Ges. Nürnberg. 1906. Bd. 16.
31. Fischer. Beiträge zur Kenntnis der in der Umgegend von St. Petersburg sich findenden Cyclopiden. Bull. soc. imp. Moscou 1853.
32. Frey, F. Die Grundwassertiere von München, mit Rücksicht auf die verwandten ober- und unterirdischen Arten. München, Dissert. 1869.
33. Geyer, D. Die Lartetien des süddeutschen Jura- und Muschelkalkgebietes. Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. Bd. 26. 1908.
34. Giesbrecht, W. Crustacea, in Lang's Handbuch der Morphologie. Bd. 4. Jena 1913.
35. Graeter, A. Die Copepoden der Umgebung von Basel. Rev. Suisse d. Zool. Bd. 11. 1903.
36. Graeter, A. u. Chappuis, P. A. Cyclops sensitivus n. sp. Zool. Anz. Bd. 44. 1914.
37. Graeter, E. Beiträge zur Kenntnis der schweizerischen Höhlenfauna I, II u. III Zool. Anz. Bd. 31, 32, 33.
38. — — Die Copepoden der unterirdischen Gewässer. Arch. f. Hydrob. u. Planktonk. Bd. VI. 1910.
39. Haberbosch, P. Über arktische Süßwassercrustaceen. Zool. Anz. Bd. 47. 1916.
40. — — Über Süßwasser-Harpacticiden. Arch. f. Hydrob. u. Planktonk. Bd. XI. 1916.
41. Hamman, O. Die Europäische Höhlenfauna. Jena 1896.
42. Hartwig, W. Die Krebstiere der Provinz Brandenburg. Natw. Wochenschr. 1895.
43. Hofsten, N. van. Zur Kenntnis der Tiefenfauna des Brienzer- und des Thunersees. Arch. f. Hydrob. u. Planktonk. Bd. VII. 1912.
44. Javorovsky, A. Fauna studzienna miasta Krakowa i Lwowa napisał. Spravozd. Kom. Fizy. Krakau. 1893.
45. Jordan u. V. Meyer. Über die Steinkohlenformation von Saarbrücken. Palaeontographica, Bd. 4. 1856.
46. Jurine, L. Histoire des Monocles qui se trouvent aux environs de Genève. Genève. et Paris. 1820.
47. Kapterev, P. Über den Einfluß der Dunkelheit auf das Daphnidenauge. Biol. Centralbl. Bd. 32. 1912.
48. Kessler, E. Zur Kenntnis der Harpacticidenfauna Mittelitaliens. Ann. Mus. Zool. Univ. Napoli 1914. N. S. Vol. 4.
49. — — Über ein Excretionsorgan bei der Harpacticidengattung Phyllognathopus Mrazek. Zool. Anz. Bd. 43. 1914.
50. — — Zur Kenntnis der Harpacticidengattung Epactophanes Mrazek. Zool. Anz. Bd. 44, 1914.

51. Kobelt, W. Studien zur Zoogeographie. Wiesbaden 1897.
52. Lillieborg, W. Synopsis specierum hucusque in Suecia observatarum generis Cyclopsis. Vetenskaps-Akad. Handlingar. N. F. Bd. 35. 1901.
53. Loeb, J. Einfluss des Lichtes auf die Organbildung bei Tieren. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 63. 1896.
54. — — The blindnes of Cave Fauna. Biol. Bull. Woods Hole Mass. U. S. A. Vol. 29. 1915.
55. Maupas, M. Sur le Bélisarius viguieri, un nouveau copépode d'eau douce. C. R. Acad. Sc. T. 115. 1892.
56. Menzel, R. Über das Auftreten der Harpacticidengattungen Epactophanes Mrz. und Parastenocaris Kessler in Surinam. Zool. Anz. Bd. 47. 1916.
57. — — Zur Kenntnis von Moraria muscicola Richters nebst Hinweis auf deren Verwandtschaft mit Epactophanes Mrazek. Zool. Anz. Bd. 43. 1914.
58. Miethe, C. Asellus cavaticus Schiödte. Ein Beitrag zur Höhlenfauna der Schweiz. Rev. Suisse d. Zool. 1900.
59. Moniez, R. La faune des eaux souterraines du Dep. du Nord et en particulier de la ville de Lille. Rev. Biol. d. nord de la France T. 1. 1889.
60. Mrazek, A. Beitrag zur Kenntnis der Harpacticidenfauna des Süßwassers. Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. Bd. 7. 1894.
61. Nagel, W. A. Der Lichtsinn augenloser Tiere. Jena 1896.
62. Pratz, E. Über einige im Grundwasser lebende Tiere. Petersburg 1866. (Mir unzugänglich.)
63. Racovitza, E. G. Essais sur les problemes biospéologiques. Arch. d. Zool. exp. 4. Ser. T. 6. 1907.
64. Rougemont, Ph. de. Etudes de la faune des eaux privées de lumière. Neuchâtel 1876.
65. Sars, G. O. Oversigt af de indenlandske Ferkvands copepoda. Forhandlinger i Videnskabs. Selskabet. Christiania 1862.
66. Sayce, O. A. On Koonunga cursor, a remarkable new Type of Malacostracan Crustaceans. Trans. Linn. Soc. London. 1908.
67. Schmeil, O. Deutschlands freilebende Süßwassercopepoden. Bd. I u. II. Bibl. Zool. 1892—93.
68. Schneider, R. Amphibisches Leben in den Rhizomorphen bei Burgh. Sitzungsber. d. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin 1866.
69. Schnitter, H. u. Chappuis P. A. Parastenocaris fontinalis nov. spec. ein neuer Süßwasserharpacticide. Zool. Anz. Bd. 45, 1915.
70. Schröder, R. Die Conchilien des Münchner Gebiets vom Pleistocaen bis zur Gegenwart. Nachrichtenbl. d. Deutschen Malakol. Ges. 1915.
71. Scourfield, D. J. A new Copepod found in Water from Hollows on tree Trunks. Quekett Micr. Club. Vol. 12, 1915.
72. Smith, G. On the Anaspidacea living an fossil. Quart. Journ. of micr. Sc. vol. 53, 1909.
73. Stebbing, T. R. R. Gammaridea, in „Das Tierreich". Lief. 21. Berlin 1906.
74. Thiébaud, M. Catalogue des invertebrés de la Suisse, Copepodes. Genève 1915.
75. Thienemann, A. Beiträge zur Kenntnis der westfälischen Süßwasserfauna. VI. Jahrber. d. Westf. Ver. f. Wiss. Kunst. 1916.
76. — — Das Vorkommen echter Höhlen- und Grundwassertiere in oberirdischen Gewässern. Arch. f. Hydrob. und Planktonk. Bd. 4. 1909.

77. Vanhöffen, E. Die Anomostraken. Sitz-Ber. d. Gesellschaft naturf. Freunde. Berlin 1916.
78. Vejdovsky, F. Tierische Organismen in den Brunnenwässern von Prag. Prag 1882.
79. — — Über einige Süßwasser-Amphipoden, I, II u. III. Sitzber. d. Kgl. Ges. d. Wiss. Prag 1896, 1900, 1905.
80. Walter, C. Schweizerische Süßwasserformen der Halacariden. Rev. Suisse d. Zool. Bd. 25. 1917.
81. Wolf, E. Die Fortpflanzungsverhältnisse unserer einheimischen Copepoden. Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. Bd. 22. 1905.
82. Woodward, H. Some Coal. Measure Crustaceans with modern representatives. Geol. Mag. N. S. Dec. 5. Vol. 5, 1908.
83. Zschokke, F. Die Tierwelt der Umgebung von Basel nach neueren Forschungen. Verh. d. Naturforsch. Ges. Luzern 1905.
84. — — Die Tiefenfauna des Vierwaldstätter Sees. Verh. d. Naturforsch. Ges. Luzern 1905.
85. — — Die Tierwelt der Schweiz und ihre Beziehungen zur Eiszeit. Rektoratsrede 1900.
86. — — Die Tierbiologische Bedeutung der Eiszeit. Fortschr. d. Natw. Forschung, Bd. 4. 1912.
87. — — Tierwelt der Hochgebirgseen. Denkschr. d. Schweiz. Natf. Ges. 1900.
88. — — Tiefseefauna der Seen Mitteleuropas. Leipzig 1911.

Nachtrag.

1a. Blanc, H. Isopode aveugle de la région profonde du Léman. Asellus foreli n. sp. Bull. d. l. soc. vaudoise d. sc. nat. Vol. 16. 1879.
28a. Douve, C. van. Zur Kenntnis der Süßwasser-Harpacticiden Deutschlands. Zool. Anz. Bd. 48. 1917.
47a. Keilhack, L. Beiträge zur Kenntnis der Süßwasserfauna der Dauphinée Alpen. Arch. f. Hydrob. u. Planktonk. Bd. 4. 1909.
48a. Kessler, E. Parastenocaris brevipes nov. gen. nov. spec. etc. Zool. Anz. Bd. 42. 1913. Zur Kenntnis der Harpacticidengattung parastenocaris mihi. Zool. Anz. Bd. 43. 1913.
50a. Kleiber, O. Die Tierwelt des Moorgebietes von Jungholz im südlichen Schwarzwald. Arch. f. Nat. Gesch. Bd. 1, 1911.
61a. Plate, L. Arch. f. Rass. u. Ges. biol. Jahrg. 3 pg. 142—143.
79a. Viré. La faune souterraine de France. Paris 1900.

Curriculum vitae.

Ich, Pierre Alfred Chappuis, Bürger von Rivaz und Puidoux (Kt. Waadt), wurde am 5. September 1891 in St. Cloud (Dep. Seine et Oise) geboren, als Sohn des Pierre Eugène Chappuis Dr. phil., membre hon. du Bureau Inter. des Poids et Mesures und seiner Ehefrau Esther Julie geb. Sarasin. Meinen ersten Schulunterricht genoß ich im väterlichen Hause und im schweizerischen Landeserziehungsheim Schloß Glarisegg bei Steckborn. Im Jahre 1907 trat ich in die 1. Klasse der oberen Realschule in Basel ein. 1911 bestand ich an dieser Schule das Maturitäts-Examen. Von 1911—1913 war ich während drei Semestern an der philosophischen Fakultät der Universität Zürich immatrikuliert und besuchte die Vorlesungen der Herren Professoren A. Lang, K. Hescheler, A. Werner und Kleiner.

Im Frühjahr 1913 kehrte ich nach Basel zurück, wo ich die Vorlesungen der Herren Professoren F. Zschokke, A. Hagenbach und H. Rupe, und des Herrn Privatdozenten Janicki besuchte. Vorliegende Arbeit wurde im Sommersemester 1913 unter der Leitung von Herrn Prof. Zschokke begonnen und nach einjähriger, infolge des Krieges eingetretener Unterbrechung im Jahre 1918 abgeschlossen.